

**UNTERSUCHUNGEN ZUR FREMDPRÄGUNG
VON KANINCHEN AUF MEERSCHWEINCHEN**

Gisela Müller

—

1974



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551922_0081

Aus der Abteilung für Andrologie und Künstliche Besamung an der
Gynäkologischen und Ambulatorischen Tierklinik
der Universität München
Vorstand: Prof. Dr. W. LEIDL

UNTERSUCHUNGEN ZUR FREMDPRÄGUNG VON
KANINCHEN AUF MEERSCHWEINCHEN

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der
tiermedizinischen Doktorwürde der
Tierärztlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Gisela Müller
aus
Meuselko

München
1974

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen
Fakultät der Universität München

Dekan:	Prof. Dr. E. Dahme
Referent:	Priv. Doz. Dr. Dr. H. H. Sambraus
Korreferent:	Prof. Dr. H. - H. Reichenbach-Klinke
Tag der Promotion:	22. Februar 1974



Verzeichnis

1	Einleitung
2	1. Kapitel
3.1	2. Kapitel
3.2	3. Kapitel
4.1	4. Kapitel
4.2	5. Kapitel
5.1	6. Kapitel
5.2	7. Kapitel
6.1	8. Kapitel
6.2	9. Kapitel
7.1	10. Kapitel
7.2	11. Kapitel
8.1	12. Kapitel
8.2	13. Kapitel
9.1	14. Kapitel
9.2	15. Kapitel
10.1	16. Kapitel
10.2	17. Kapitel
11.1	18. Kapitel
11.2	19. Kapitel
12.1	20. Kapitel
12.2	21. Kapitel
13.1	22. Kapitel
13.2	23. Kapitel
14.1	24. Kapitel
14.2	25. Kapitel
15.1	26. Kapitel
15.2	27. Kapitel
16.1	28. Kapitel
16.2	29. Kapitel
17.1	30. Kapitel
17.2	31. Kapitel
18.1	32. Kapitel
18.2	33. Kapitel
19.1	34. Kapitel
19.2	35. Kapitel
20.1	36. Kapitel
20.2	37. Kapitel
21.1	38. Kapitel
21.2	39. Kapitel
22.1	40. Kapitel
22.2	41. Kapitel
23.1	42. Kapitel
23.2	43. Kapitel
24.1	44. Kapitel
24.2	45. Kapitel
25.1	46. Kapitel
25.2	47. Kapitel
26.1	48. Kapitel
26.2	49. Kapitel
27.1	50. Kapitel
27.2	51. Kapitel
28.1	52. Kapitel
28.2	53. Kapitel
29.1	54. Kapitel
29.2	55. Kapitel
30.1	56. Kapitel
30.2	57. Kapitel
31.1	58. Kapitel
31.2	59. Kapitel
32.1	60. Kapitel
32.2	61. Kapitel
33.1	62. Kapitel
33.2	63. Kapitel
34.1	64. Kapitel
34.2	65. Kapitel
35.1	66. Kapitel
35.2	67. Kapitel
36.1	68. Kapitel
36.2	69. Kapitel
37.1	70. Kapitel
37.2	71. Kapitel
38.1	72. Kapitel
38.2	73. Kapitel
39.1	74. Kapitel
39.2	75. Kapitel
40.1	76. Kapitel
40.2	77. Kapitel
41.1	78. Kapitel
41.2	79. Kapitel
42.1	80. Kapitel
42.2	81. Kapitel
43.1	82. Kapitel
43.2	83. Kapitel
44.1	84. Kapitel
44.2	85. Kapitel
45.1	86. Kapitel
45.2	87. Kapitel
46.1	88. Kapitel
46.2	89. Kapitel
47.1	90. Kapitel
47.2	91. Kapitel
48.1	92. Kapitel
48.2	93. Kapitel
49.1	94. Kapitel
49.2	95. Kapitel
50.1	96. Kapitel
50.2	97. Kapitel
51.1	98. Kapitel
51.2	99. Kapitel
52.1	100. Kapitel
52.2	101. Kapitel
53.1	102. Kapitel
53.2	103. Kapitel
54.1	104. Kapitel
54.2	105. Kapitel
55.1	106. Kapitel
55.2	107. Kapitel
56.1	108. Kapitel
56.2	109. Kapitel
57.1	110. Kapitel
57.2	111. Kapitel
58.1	112. Kapitel
58.2	113. Kapitel
59.1	114. Kapitel
59.2	115. Kapitel
60.1	116. Kapitel
60.2	117. Kapitel
61.1	118. Kapitel
61.2	119. Kapitel
62.1	120. Kapitel
62.2	121. Kapitel
63.1	122. Kapitel
63.2	123. Kapitel
64.1	124. Kapitel
64.2	125. Kapitel
65.1	126. Kapitel
65.2	127. Kapitel
66.1	128. Kapitel
66.2	129. Kapitel
67.1	130. Kapitel
67.2	131. Kapitel
68.1	132. Kapitel
68.2	133. Kapitel
69.1	134. Kapitel
69.2	135. Kapitel
70.1	136. Kapitel
70.2	137. Kapitel
71.1	138. Kapitel
71.2	139. Kapitel
72.1	140. Kapitel
72.2	141. Kapitel
73.1	142. Kapitel
73.2	143. Kapitel
74.1	144. Kapitel
74.2	145. Kapitel
75.1	146. Kapitel
75.2	147. Kapitel
76.1	148. Kapitel
76.2	149. Kapitel
77.1	150. Kapitel
77.2	151. Kapitel
78.1	152. Kapitel
78.2	153. Kapitel
79.1	154. Kapitel
79.2	155. Kapitel
80.1	156. Kapitel
80.2	157. Kapitel
81.1	158. Kapitel
81.2	159. Kapitel
82.1	160. Kapitel
82.2	161. Kapitel
83.1	162. Kapitel
83.2	163. Kapitel
84.1	164. Kapitel
84.2	165. Kapitel
85.1	166. Kapitel
85.2	167. Kapitel
86.1	168. Kapitel
86.2	169. Kapitel
87.1	170. Kapitel
87.2	171. Kapitel
88.1	172. Kapitel
88.2	173. Kapitel
89.1	174. Kapitel
89.2	175. Kapitel
90.1	176. Kapitel
90.2	177. Kapitel
91.1	178. Kapitel
91.2	179. Kapitel
92.1	180. Kapitel
92.2	181. Kapitel
93.1	182. Kapitel
93.2	183. Kapitel
94.1	184. Kapitel
94.2	185. Kapitel
95.1	186. Kapitel
95.2	187. Kapitel
96.1	188. Kapitel
96.2	189. Kapitel
97.1	190. Kapitel
97.2	191. Kapitel
98.1	192. Kapitel
98.2	193. Kapitel
99.1	194. Kapitel
99.2	195. Kapitel
100.1	196. Kapitel
100.2	197. Kapitel
101.1	198. Kapitel
101.2	199. Kapitel
102.1	200. Kapitel
102.2	201. Kapitel
103.1	202. Kapitel
103.2	203. Kapitel
104.1	204. Kapitel
104.2	205. Kapitel
105.1	206. Kapitel
105.2	207. Kapitel
106.1	208. Kapitel
106.2	209. Kapitel
107.1	210. Kapitel
107.2	211. Kapitel
108.1	212. Kapitel
108.2	213. Kapitel
109.1	214. Kapitel
109.2	215. Kapitel
110.1	216. Kapitel
110.2	217. Kapitel
111.1	218. Kapitel
111.2	219. Kapitel
112.1	220. Kapitel
112.2	221. Kapitel
113.1	222. Kapitel
113.2	223. Kapitel
114.1	224. Kapitel
114.2	225. Kapitel
115.1	226. Kapitel
115.2	227. Kapitel
116.1	228. Kapitel
116.2	229. Kapitel
117.1	230. Kapitel
117.2	231. Kapitel
118.1	232. Kapitel
118.2	233. Kapitel
119.1	234. Kapitel
119.2	235. Kapitel
120.1	236. Kapitel
120.2	237. Kapitel
121.1	238. Kapitel
121.2	239. Kapitel
122.1	240. Kapitel
122.2	241. Kapitel
123.1	242. Kapitel
123.2	243. Kapitel
124.1	244. Kapitel
124.2	245. Kapitel
125.1	246. Kapitel
125.2	247. Kapitel
126.1	248. Kapitel
126.2	249. Kapitel
127.1	250. Kapitel
127.2	251. Kapitel
128.1	252. Kapitel
128.2	253. Kapitel
129.1	254. Kapitel
129.2	255. Kapitel
130.1	256. Kapitel
130.2	257. Kapitel
131.1	258. Kapitel
131.2	259. Kapitel
132.1	260. Kapitel
132.2	261. Kapitel
133.1	262. Kapitel
133.2	263. Kapitel
134.1	264. Kapitel
134.2	265. Kapitel
135.1	266. Kapitel
135.2	267. Kapitel
136.1	268. Kapitel
136.2	269. Kapitel
137.1	270. Kapitel
137.2	271. Kapitel
138.1	272. Kapitel
138.2	273. Kapitel
139.1	274. Kapitel
139.2	275. Kapitel
140.1	276. Kapitel
140.2	277. Kapitel
141.1	278. Kapitel
141.2	279. Kapitel
142.1	280. Kapitel
142.2	281. Kapitel
143.1	282. Kapitel
143.2	283. Kapitel
144.1	284. Kapitel
144.2	285. Kapitel
145.1	286. Kapitel
145.2	287. Kapitel
146.1	288. Kapitel
146.2	289. Kapitel
147.1	290. Kapitel
147.2	291. Kapitel
148.1	292. Kapitel
148.2	293. Kapitel
149.1	294. Kapitel
149.2	295. Kapitel
150.1	296. Kapitel
150.2	297. Kapitel
151.1	298. Kapitel
151.2	299. Kapitel
152.1	300. Kapitel
152.2	301. Kapitel
153.1	302. Kapitel
153.2	303. Kapitel
154.1	304. Kapitel
154.2	305. Kapitel
155.1	306. Kapitel
155.2	307. Kapitel
156.1	308. Kapitel
156.2	309. Kapitel
157.1	310. Kapitel
157.2	311. Kapitel
158.1	312. Kapitel
158.2	313. Kapitel
159.1	314. Kapitel
159.2	315. Kapitel
160.1	316. Kapitel
160.2	317. Kapitel
161.1	318. Kapitel
161.2	319. Kapitel
162.1	320. Kapitel
162.2	321. Kapitel
163.1	322. Kapitel
163.2	323. Kapitel
164.1	324. Kapitel
164.2	325. Kapitel
165.1	326. Kapitel
165.2	327. Kapitel
166.1	328. Kapitel
166.2	329. Kapitel
167.1	330. Kapitel
167.2	331. Kapitel
168.1	332. Kapitel
168.2	333. Kapitel
169.1	334. Kapitel
169.2	335. Kapitel
170.1	336. Kapitel
170.2	337. Kapitel
171.1	338. Kapitel
171.2	339. Kapitel
172.1	340. Kapitel
172.2	341. Kapitel
173.1	342. Kapitel
173.2	343. Kapitel
174.1	344. Kapitel
174.2	345. Kapitel
175.1	346. Kapitel
175.2	347. Kapitel
176.1	348. Kapitel
176.2	349. Kapitel
177.1	350. Kapitel
177.2	351. Kapitel
178.1	352. Kapitel
178.2	353. Kapitel
179.1	354. Kapitel
179.2	355. Kapitel
180.1	356. Kapitel
180.2	357. Kapitel
181.1	358. Kapitel
181.2	359. Kapitel
182.1	360. Kapitel
182.2	361. Kapitel
183.1	362. Kapitel
183.2	363. Kapitel
184.1	364. Kapitel
184.2	365. Kapitel
185.1	366. Kapitel
185.2	367. Kapitel
186.1	368. Kapitel
186.2	369. Kapitel
187.1	370. Kapitel
187.2	371. Kapitel
188.1	372. Kapitel
188.2	373. Kapitel
189.1	374. Kapitel
189.2	375. Kapitel
190.1	376. Kapitel
190.2	377. Kapitel
191.1	378. Kapitel
191.2	379. Kapitel
192.1	380. Kapitel
192.2	381. Kapitel
193.1	382. Kapitel
193.2	383. Kapitel
194.1	384. Kapitel
194.2	385. Kapitel
195.1	386. Kapitel
195.2	387. Kapitel
196.1	388. Kapitel
196.2	389. Kapitel
197.1	390. Kapitel
197.2	391. Kapitel
198.1	392. Kapitel
198.2	393. Kapitel
199.1	394. Kapitel
199.2	395. Kapitel
200.1	396. Kapitel
200.2	397. Kapitel
201.1	398. Kapitel
201.2	399. Kapitel
202.1	400. Kapitel
202.2	401. Kapitel
203.1	402. Kapitel
203.2	403. Kapitel
204.1	404. Kapitel
204.2	405. Kapitel
205.1	406. Kapitel
205.2	407. Kapitel
206.1	408. Kapitel
206.2	409. Kapitel
207.1	410. Kapitel
207.2	411. Kapitel
208.1	412. Kapitel
208.2	413. Kapitel
209.1	414. Kapitel
209.2	415. Kapitel
210.1	416. Kapitel
210.2	417. Kapitel
211.1	418. Kapitel
211.2	419. Kapitel
212.1	420. Kapitel
212.2	421. Kapitel
213.1	422. Kapitel
213.2	423. Kapitel
214.1	424. Kapitel
214.2	425. Kapitel
215.1	426. Kapitel
215.2	427. Kapitel
216.1	428. Kapitel
216.2	429. Kapitel
217.1	430. Kapitel
217.2	431. Kapitel
218.1	432. Kapitel
218.2	433. Kapitel
219.1	434. Kapitel
219.2	435. Kapitel
220.1	436. Kapitel
220.2	437. Kapitel
221.1	438. Kapitel
221.2	439. Kapitel
222.1	440. Kapitel
222.2	441. Kapitel
223.1	442. Kapitel
223.2	443. Kapitel
224.1	444. Kapitel
224.2	445. Kapitel
225.1	446. Kapitel
225.2	447. Kapitel
226.1	448. Kapitel
226.2	449. Kapitel
227.1	450. Kapitel
227.2	451. Kapitel
228.1	452. Kapitel
228.2	453. Kapitel
229.1	454. Kapitel
229.2	455. Kapitel
230.1	456. Kapitel
230.2	457. Kapitel
231.1	458. Kapitel
231.2	459. Kapitel
232.1	460. Kapitel
232.2	461. Kapitel
233.1	462. Kapitel
233.2	463. Kapitel
234.1	464. Kapitel
234.2	465. Kapitel
235.1	466. Kapitel
235.2	467. Kapitel
236.1	468. Kapitel
236.2	469. Kapitel
237.1	470. Kapitel
237.2	471. Kapitel
238.1	472. Kapitel
238.2	473. Kapitel
239.1	474. Kapitel
239.2	475. Kapitel
240.1	476. Kapitel
240.2	477. Kapitel
241.1	478. Kapitel
241.2	479. Kapitel
242.1	480. Kapitel
242.2	481. Kapitel
243.1	482. Kapitel
243.2	483. Kapitel
244.1	484. Kapitel
244.2	485. Kapitel
245.1	486. Kapitel
245.2	487. Kapitel
246.1	488. Kapitel
246.2	489. Kapitel
247.1	490. Kapitel
247.2	491. Kapitel
248.1	492. Kapitel
248.2	493. Kapitel
249.1	494. Kapitel
249.2	495. Kapitel
250.1	496. Kapitel
250.2	497. Kapitel
251.1	498. Kapitel
251.2	499. Kapitel
252.1	500. Kapitel
252.2	501. Kapitel
253.1	502. Kapitel
253.2	503. Kapitel
254.1	504. Kapitel
254.2	505. Kapitel
255.1	506. Kapitel
255.2	507. Kapitel
256.1	508. Kapitel
256.2	509. Kapitel
257.1	510. Kapitel
257.2	511. Kapitel
258.1	512. Kapitel
258.2	513. Kapitel
259.1	514. Kapitel
259.2	515. Kapitel
260.1	516. Kapitel
260.2	517. Kapitel
261.1	518. Kapitel
261.2	519. Kapitel
262.1	520. Kapitel
262.2	521. Kapitel
263.1	522. Kapitel
263.2	523. Kapitel
264.1	524. Kapitel
264.2	525. Kapitel
265.1	526.

Inhaltsübersicht

1. Vorwort
2. Literatur
- 2.1. Geschichtliche Entwicklung
- 2.2. Definition der Prägung
- 2.3. Erkennungskriterien der Prägung
- 2.4. Sensible Periode
- 2.5. Irreversibilität
- 2.6. Prägung auf überindividuelle Artmerkmale
- 2.7. Ursachen der Prägung
- 2.7.1. Optische Reize
- 2.7.2. Olfaktorische Reize
- 2.7.3. Akustische Reize
- 2.8. Funktionelle Bedeutung der Prägung
- 2.9. Verhalten, das auf Fremdprägung schließen läßt
- 2.9.1. Nestflüchter
- 2.9.1.1. Säugetiere
- 2.9.1.2. Vögel
- 2.9.2. Nesthocker
- 2.9.2.1. Säugetiere
- 2.9.2.2. Vögel
3. Eigene Untersuchungen
- 3.1. Material
- 3.1.1. Versuchstiere
- 3.1.2. Aufzucht der Kaninchen
- 3.1.3. Gruppeneinteilung
- 3.2. Methodik
- 3.2.1. Allgemeines
- 3.2.2. Versuchsanordnungen
- 3.3. Ergebnisse
- 3.3.1. Allgemeines
- 3.3.2. Ergebnisse der einzelnen Versuche
- 3.4. Diskussion
- 3.4.1. Versuchsergebnisse
- 3.4.2. Lernen - Prägung
4. Zusammenfassung
5. Literaturverzeichnis

1. Vorwort

Bis in die dreißiger Jahre dieses Jahrhunderts hinein wurden in der Fachliteratur einige Fälle von Tierverhalten, bei denen sich Angehörige einer Tierart sexuell einer anderen Spezies zuwandten, als Kuriositäten bzw. als Perversität beschrieben. Die Autoren (z.B. JUNACK 1931, HOLTERBACH 1905, DEHNER 1930) hatten keine Kenntnis von den Bedingungen des Zustandekommens solch "abartigen" Verhaltens.

LORENZ (1935) hat diese Erscheinungen untersucht und bestimmte Gesetzmäßigkeiten gefunden. Er stellte fest, daß die soziale Bindung eines Individuums an die eigene Art nicht angeboren ist, sondern erst am Anfang des Lebens entsteht. LORENZ nannte diesen Vorgang des Erwerbens der Kenntnis der eigenen Art "Prägung". Da die Jungtiere in der Regel von der eigenen Art aufgezogen werden, sind sie somit zwangsläufig auf diese geprägt. Experimentell und gelegentlich auch zufällig lassen sich junge Tiere auch auf eine fremde Spezies prägen, was entscheidende Folgen für ihr zukünftiges Verhalten hat. Entsprechende experimentelle Untersuchungen wurden zuerst bei Vögeln und Fischen durchgeführt. Später konnte festgestellt werden, daß sich auch nestflüchtende Säuger auf eine fremde Art prägen lassen. Wie andere Nestflüchter müssen sie rasch an die eigene Art gebunden werden, weil sie sich bald nach der Geburt von den Eltern und dem Nest entfernen können. Nesthocker sind dazu motorisch lange nicht in der Lage. Es steht ihnen daher eine gewisse Zeitspanne zur Verfügung, in der sie die Kenntnis von den Artgenossen durch Lernen erwerben könnten. Man kann also möglicherweise erwarten, daß bei Nesthockern keine Prägung eintritt, weil sie bei ihnen keine essentielle Funktion hat.

Systematische Untersuchungen über die Prägbarkeit von nesthockenden Säugetieren liegen kaum vor. Es werden so gut wie ausschließlich Einzelbeobachtungen geschildert. Aus diesem Grund sollte an einem größeren Tiermaterial der Frage nachgegangen werden, ob sich Kaninchen als Beispiel eines Nesthockers auf eine andere Tierart prägen lassen und welche Bedingungen dafür erforderlich sind.

2. Literatur

2.1. Geschichtliche Entwicklung

Der Tiergärtner und Zoologe HEINROTH (1910) geht auf Erscheinungen ein, die beim Eingliedern von künstlich erbrüteten Jungvögeln in den Verband der eigenen Art erhebliche Schwierigkeiten bereiteten. Im Brutschrank erbrütete junge Gänschen z.B. blieben nur dann bei einer Gänseherde, wenn sie gleich nach dem Schlüpfen in einen Sack gesperrt und, ohne ein artfremdes Lebewesen gesehen zu haben, zu den Artgenossen gebracht wurden. Erblickten die Gänseküken als erstes Lebewesen einen Menschen, blieben sie nicht bei den Artgenossen, sondern versuchten, dem Menschen zu folgen und betrachteten ihn als Mutterersatz.

Männliche Ringeltauben (*Columba palumbus*) wurden nach der Aufzucht durch die Elterntiere noch vor Erreichen der Geschlechtsreife in optischer Isolierung von anderen Tauben gehalten. Nach Erlangen der Geschlechtsreife richteten sie ihr Sexualverhalten auf den sie fütternden Menschen. Erst später erlernten sie langsam die Kopulation mit weiblichen Tauben. Menschen wurden aber weiterhin angebalzt und offensichtlich als Artgenossen betrachtet (CRAIG 1914). Ähnliches schreibt CARR (1919) von Trauertauben (*Zenaida macroura*).

Solche Verhaltensweisen von Tieren, die ihr Sozialverhalten aufgrund bestimmter Erfahrungen in der Kindheitsphase auf eine fremde Spezies richteten, konnten damals noch nicht erklärt werden. Erst durch LORENZ (1935) wurde offenbar, daß die Kenntnis der eigenen Art einem Tier nicht angeboren ist. Er stellte fest, daß diese Kenntnis im frühkindlichen Stadium erworben wird. LORENZ beobachtete, wie junge Gänschen, die im Brutapparat erbrütet worden waren, den Menschen sofort, sozusagen auf den ersten Blick, als Artgenossen betrachteten und ihm nachzulaufen versuchten. Er nannte diesen Vorgang wegen der Raschheit und der Unauslöschlichkeit "Prägung".

2.2. Definition der Prägung

Nach LORENZ (1935) ergeben sich folgende Gesetzmäßigkeiten:

1. Prägung ist die Erwerbung des Objektes der auf die Artgenossen bezogenen Triebhandlungen.
2. Der Erwerb der Kenntnis des Objektes kann nur in einem eng begrenzten Zeitabschnitt des individuellen Lebens stattfinden, denn zum Zustandekommen der Einprägung des Objektes gehört ein ganz bestimmter Entwicklungszustand

des Jungtieres.

3. Die eingeprägte Kenntnis verhält sich nach der physiologischen Prägezeit, als sei sie angeboren. Sie kann nicht vergessen werden. Das stellt den entscheidenden Unterschied zum Lernen dar, denn der Vorgang des Vergessens ist ein wesentliches Merkmal des Lernens.

4. Es wird nur auf überindividuelle Artmerkmale geprägt. Das bedeutet, daß ein junges Tier, welches auf Menschen geprägt ist, nicht nur das fütternde und pflegende Individuum als Artgenossen anerkennt, sondern alle Menschen.

SCHUTZ (1963, 1964, 1965, 1966, 1971) fügt den LORENZ'schen Kriterien noch einige weitere Merkmale der Prägung hinzu,

1. die Festlegung des Zielobjektes geschieht zu einer Zeit, in der die dazugehörige Reaktion noch nicht ausgebildet ist. Das bedeutet, daß die Sensible Periode z.B. für das Erwerben einer Sexualpartnerpräferenz weit vor dem Zeitpunkt der Geschlechtsreife liegt. Auch die Festlegung des Gesanges von Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*) findet lange Zeit vor der tatsächlichen Ausführung statt, (IMMELMANN 1965).

2. Prägung ist ein Vorgang, der durch angeborenes Verhalten auf der einen Seite und erlerntes auf der anderen Seite begrenzt wird. SCHUTZ vergleicht die Faktoren, die das Verhalten eines experimentell fehlgeprägten Tieres bestimmen, mit den Kräfteverhältnissen, die an der Waage herrschen. Bei der Auswahl eines Sexualpartners durch das fehlgeprägte Tier sollen angeborene Elemente und "sie verstärkende äußere Einflüsse" auf der einen Seite dem Effekt der Prägung auf der anderen Seite gegenüberstehen. Die fehlende Prägbarkeit von Stockentenweibchen (*Anas platyrhynchos*) führt SCHUTZ in Anlehnung an dieses Modell darauf zurück, daß bei ihnen die Seite des angeborenen Verhaltens schwerer wiegt als die Prägung.

Wie LORENZ konnte auch SCHUTZ (1971) zeigen, daß Prägung von Eltern und / oder Geschwistern ausgelöst werden kann. Allerdings werden Stockentenküken durch die Ziehmutter besser geprägt als durch die Ziegeschwister (als Prägungsobjekte wurden andere Vogelarten herangezogen). Er führt das darauf zurück, daß bei der Mutter das Federkleid vollständig ausgebildet ist und bleibt, während sich das Gefieder der Ziegeschwister im Laufe der körperlichen Entwicklung ändert. Gestalt und Farbe der Ziehmutter vermitteln, zumindest zum Teil, die Kenntnis des späteren Sexualpartners.

Im Gegensatz dazu sind beim Dompfaff (*Pyrrhula pyrrhula*) die Geschwister die Hauptauslöser der Prägung (NICOLAI 1965). IMMELMANN (1969) konnte durch Versuche mit Prachtfinken (*Estrildiden*) zeigen, daß bei diesen Vögeln die El-

tern allein die Prägung auslösen.

Aufgrund eigener Untersuchungen an nesthockenden Vögeln (Estrildiden) kommt IMMELMANN (1966, 1969, 1970, 1971, 1972) zu den gleichen Kriterien für Prägung wie LORENZ und SCHUTZ.

Für SALZEN (1962, 1967, 1968a und b, 1970) ist Prägung ein Prozeß der Ziel- oder Objektaneignung. Er ordnet die Prägung unter das Wahrnehmungslernen (perceptual learning) ein und versucht, sie mit der Neuronalmodell-Hypothese zu erklären:

Wie BATESON (1964) geht SALZEN (1970) davon aus, daß sich ein Hühnerküken ein bestimmtes Bild, ein Modell, seiner Umwelt entwirft. Tritt in dieser vertrauten Umgebung eine Störung ein, die über die Sinnesorgane wahrgenommen wird, führt sie zu einer Verstärkung des bereits geformten Modells und damit zum Wohlbefinden des Tieres, was mit einem bestimmten Vagotonus assoziiert ist. Das gilt nur, wenn der Reiz in Intensität und Qualität mit dem Modell in etwa in Einklang zu bringen ist. Läßt sich der Reiz nicht in das schon bestehende Modell einordnen, tritt ein Verstärkersystem in Tätigkeit, das eine Umorientierung - Bildung eines neuen Modells, das auch die neuen Reizinformationen verarbeitet - bewirkt. Diese Umorientierung ist mit Verlassenslauten des Kükens gekoppelt und ist assoziiert mit einer sympathoadrenalen Reaktionslage. Eine geringfügige Wandlung in der Umgebung führt zu ruhigen Bewegungen des Tieres, die dazu dienen, sich dem vertrauten Objekt zu nähern und sich mit ihm vertrauter zu machen. Eine drastische Umgebungswandlung ruft eine intensive Aktivierung des Kükens mit heftigen Fluchtbewegungen hervor. Diese Flucht vor dem angstausslösenden, fremden Objekt kann auch als Suche nach der vertrauten Umgebung gewertet werden (SALZEN 1970).

Auch FABRICIUS (1964) hält Prägung für einen Lernvorgang: "Das Auslösen der Nachfolgereaktion leitet einen Lernvorgang ein, der Prägung heißt." Die Sensible Periode ist die Zeit, während der die Nachfolgereaktion auslösbar ist. Davon unterscheidet er die kritische Periode als die Zeit der größten Prägnanz. Die kritische Periode liegt innerhalb der Sensiblen Periode. Bei nestflüchtenden Vögeln soll die kritische Periode nur wenige Stunden, die Sensible Periode ungefähr eine Woche dauern.

Am meisten umstritten unter den von LORENZ aufgestellten Punkten ist die Frage, ob Prägung tatsächlich dem Lernen gegenübergestellt werden kann oder ob sie eine spezielle Form des Lernens ist. SALZEN und FABRICIUS betrachten, wie schon oben erwähnt, Prägung als eine Art des Lernens. Nach HESS (1964) aber unterscheidet sich die Prägung vom assoziativen Lernen durch fol-

gende Kriterien:

1. Die kritische Periode. Sie ist ein Grundcharakteristikum der Prägung, fehlt aber beim Lernen.
2. Gaben von Meproamat und ähnlichen Drogen beeinträchtigen Küken und junge Enten in ihren Lernleistungen nicht (diese wurden z.T. sogar gesteigert), hoben aber die Prägbarkeit so gut wie ganz auf.
3. Bei der Prägung wirken zugefügte Schmerzen steigernd auf den Prägungserfolg, d.h., sie führen zu einer verstärkten Nachfolgereaktion, während sie beim assoziativen Lernen zum Meiden des Urhebers führen.
4. Es ist ein Charakteristikum des assoziativen Lernens, daß das zuletzt Gelernte sich am stärksten auswirkt, während bei der Prägung eindeutig die erste Erfahrung den stärkeren Eindruck hinterläßt.
5. Geprägtes Wissen ist irreversibel, assoziativ gelerntes Wissen kann abkonditioniert werden.
6. Beim assoziativen Lernen wirken sich wohldosierte Pausen zwischen den einzelnen Lernübungen positiv auf den Gesamtlernerfolg aus, während der Prägungseffekt verstärkt werden kann, wenn die Prägungsexperimente massiert durchgeführt werden.

2.3. Erkennungskriterien für Prägung

Bei Nestflüchtern geschieht die Prägung über das Nachfolgen. Das heißt, daß die eben geborenen Tiere, sobald sie fähig sind sich fortzubewegen, jedem sich bewegenden Objekt nachlaufen. Diese Nachfolgereaktion wird u.a. von HESS (1959a, b, c und 1964), SALZEN (1962, 1967, 1968a und b, 1970), FABRICIUS (1964) und GASTON et al. (1969) als Kriterium der Prägung gewertet.

Andere Untersucher (LORENZ 1935; SCHUTZ 1963, 1964, 1965, 1966, 1971; IMMELMANN 1966, 1969, 1970, 1971, 1972; NICOLAI 1965; SCHEIN 1963; SAMBRAUS 1973; WEIDMANN 1958) kommen zu der Überzeugung, daß nicht nur die Nachfolgereaktion, sondern ebenfalls das Sexualverhalten ein wichtiges Kriterium für die Erkennung der Prägung ist. Denn ein auf ein einziges Objekt geprägtes Tier richtet auch sein Sexualverhalten auf dieses. Menschengeprägte Truthähne z.B. zogen noch nach 5 Jahren im Wahlversuch den Menschen als Geschlechtspartner gegenüber Truthennen vor (SCHEIN 1963). Ähnliches Verhalten schildert SCHUTZ (1963, 1969) von Stockenten, die noch nach einigen Jahren die Spezies des Prägungsobjektes anbalzten. SCHUTZ (1971) ist der An-

sicht, daß die Nachfolgereaktion bei natürlicher Aufzucht nur die Voraussetzung für die sexuelle Prägung ist, insofern sie die Bindung an Eltern und Geschwister schafft.

2.4. Sensible Periode

Über die Sensible Periode schreibt LORENZ (1935) folgendes:

"Wir müssen also in der Zeit der Entwicklung der objektlos ererbten Triebhandlungen zwei Abschnitte unterscheiden. Einen anfänglichen, meist sehr kurzen, während dessen der Vogel das Objekt zur ererbten Handlung sucht, und einen zweiten längeren, während dessen er zwar schon ein Objekt gefunden hat, auf das seine Triebe ansprechen, eine "Umdetermination" aber noch möglich ist. Bei Nestflüchtern, bei denen ein einmaliger Eindruck determinierend wirkt, ist der zweite Abschnitt extrem kurz. Es ist bei ihnen sozusagen die ganze geistige Entwicklung, die die Nesthocker während ihrer langen Nestzeit durchmachen, auf die wenigen Stunden zusammengedrängt, die auch der Nestflüchter im Neste verbleibt." SCHUTZ (1971) schreibt, daß Enten und Gänse bis zu dem Zeitpunkt sexuell prägbar sind, an dem sie sich vom Familienverband lösen. Für Nachfolgereaktion und Sexualprägung bestehen verschiedene Sensible Perioden, wobei eine solche für die Nachfolgeprägung vor der für die Sexualprägung liegt. WEIDMANN (1958) kommt bei seinen Untersuchungen an Stockenten zu dem Ergebnis, daß es für die Sensible Periode keine starren zeitlichen Grenzen gibt, sondern daß dieser Zeitraum individuellen Schwankungen unterliegt und außerdem von der Reizsituation abhängig ist. HESS (1959b) sieht den Anfang der Sensiblen Periode dann, wenn die Tiere erstmals körperlich dazu in der Lage sind, einem Objekt nachzufolgen. Er hält sie für beendet, wenn das Fluchtverhalten gegenüber der Nachfolgereaktion die Oberhand gewinnt.

SALZEN (1962) ist der Meinung, daß Prägung sich selbst begrenzt, d.h., daß einmal geprägte Tiere nicht ein zweites Mal geprägt werden können, so daß die Sensible Periode dann endet, wenn ihre biologische Funktion erfüllt ist. Furchtreaktionen sind demnach als Antwort von schon geprägten Vögeln auf Objekte zu verstehen, die ihnen fremd sind.

Wie SCHUTZ (1971) sieht auch IMMELMANN (1972) eine Abhängigkeit der Länge der Sensiblen Periode (für die sexuelle Prägung) von der Dauer der elterlichen Brutpflege. Bei den von ihm untersuchten Prachtfinken (Estrildidae) liegt die Sensible Periode in den ersten Lebenstagen.

LORING und FOX (1971) wiesen nach, daß bei Hunden zwischen der 3. und 12. Lebenswoche eine sensible Periode in der Sozialentwicklung besteht. Werden junge Hunde ab der dritten Lebenswoche einzeln mit Katzen aufgezogen, dann wollen sie später nicht mehr mit anderen Hunden spielen, sondern ziehen Katzen im Wahlversuch vor.

Die Periode der Sozialisation ist die Zeit, in der die primären sozialen Bande geknüpft werden. Sie wird als kritische Periode im Laufe des Entwicklungsprozesses von jungen Hunden bezeichnet (SCOTT 1962). Auch FREEDMAN et al. (1960) bezeichnen den Zeitraum zwischen 2 1/2 und 9 bis 13 Wochen im Leben von Junghunden als die Zeit, in der die höchste Empfänglichkeitsstufe zur Sozialisierung besteht (u.a. auch die Bindung an den Menschen).

2.5. Irreversibilität

LORENZ wies als erster auf die Irreversibilität der Prägung hin. Handaufgezogene, auf Menschen geprägte Vögel änderten auch dann ihr Verhalten nicht, wenn sie jahrelang ohne menschlichen Umgang mit Artgenossen zusammengelebt hatten. "Man kann sie ebensowenig dazu bringen, die Artgenossen für ihresgleichen zu halten, wie man einen altgefangenen Vogel veranlassen kann, im Menschen einen Artgenossen zu sehen."

LORENZ zieht ein Phänomen aus der Embryologie des Frosches als Vergleich heran. Werden Zellen des Froschembryos vor einem bestimmten Determinations-Zeitpunkt an eine andere Körperstelle verpflanzt, so entwickeln sie sich zu Zellen ihrer neuen Umgebung (induzierte Determination). Geschieht die Verpflanzung nach dem Determinationszeitpunkt, so entwickeln sich die Transplantate gemäß ihrer alten Umgebung.

SCHUTZ (1971) konnte bei seinen Arbeiten an Entenvögeln zeigen, daß eine einmal eingetretene sexuelle Prägung über Jahre hinaus bestehen bleibt. Auch wenn sich die Prägungsobjekte abweisend gegen das auf sie geprägte Tier verhalten, nimmt die Intensität der Prägung nicht ab. Unter Freilandbedingungen verpaaren sich diese geprägten Vögel u.U. mit Tieren der eigenen Art, wenden sich aber sofort wieder der Prägungsspezies zu, wenn sich die Gelegenheit dazu bietet. Auch die Versuche von IMMELMANN (1966) beweisen, daß eine einmal eingetretene sexuelle Prägung unauslöschbar ist. Von Mövchen (*Lonchura striata* f. *domestica*) aufgezogene Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*) erwiesen sich nach Erreichen der Geschlechtsreife als auf Mövchen geprägt, denn sie balzten im Wahlversuch zwischen Artgenossen und Artgenossen ihrer Stiefeltern

über Jahre hinaus immer die letzteren an.

Auch den Gesang übernahmen die geprägten Zebrafinke von ihren Ammeneltern und behielten ihn bei, obwohl sie während der ganzen Aufzuchtperiode Gelegenheit hatten, Artgenossen zu sehen und zu hören (IMMELMANN, 1965).

RÄBER (1948) berichtet von einem auf Menschen geprägten Truthahn, der nur Menschen oder menschliche Attrappen anbalzte und ihm im Verlauf von längerer Zeit wiederholt angebotene Truthennen stets verschmähte. Auch SCHEIN (1963) prägte Truthähne auf Menschen und stellte fest, daß der Prägungseffekt auch noch nach 5 Jahren eindeutig nachweisbar war. Die Hähne balzten zwar auch Truthennen an, aber nur, solange kein Mensch anwesend war. SCHEIN kommt zu dem Schluß, daß die Prägung zu einer Bevorzugung und nicht zu einer ausschließlichen Reaktionsfähigkeit auf geschlechtliche und soziale Reize hin führt.

SAMBRAUS (1973) untersuchte Prägungsmöglichkeiten an nestflüchtenden landwirtschaftlichen Nutztieren. Er isolierte Ziegenböcke von Geburt an von anderen kleinen Wiederkäuern und ließ sie in menschlicher Gesellschaft aufziehen. Nach Erlangen der Geschlechtsreife wurden diese Tiere in Wahlversuchen getestet, in denen ihnen sowohl Artgenossen als auch Menschen angeboten wurden. Dabei stellte sich heraus, daß die Ziegenböcke eindeutig auf Menschen geprägt waren. Die Tiere konnten auch durch Strafreize (Stromstöße) nicht dazu gebracht werden, den Menschen nicht mehr als Artgenossen zu betrachten. Somit konnte durch diese Versuche die Irreversibilität, für den Zeitraum in dem die Tiere lebten, bewiesen werden.

Entgegen der sonst allgemein postulierten Irreversibilität der Prägung meinen SALZEN und MEYER (1968), daß Hühnerküken erst auf ein Objekt und später auf ein anderes Objekt prägbar sind, wenn man ihnen das alte Prägeobjekt wegnimmt und ein neues anbietet. Als Kriterium der Prägung bzw. Umprägung zogen die Autoren die Nachfolgereaktion heran. In diesem Zusammenhang weist SCHUTZ (1963) darauf hin, daß die Nachlaufreaktion, die ohnehin bald nachläßt, nicht als Kriterium für einen Prägungseffekt herangezogen werden darf.

HEDIGER (1939) ist der Ansicht, daß Prägungseffekte früher oder später verschwinden oder abgeändert werden. Als möglichen Zeitpunkt einer Um-determination sieht er die Geschlechtsreife an. SHIPLEY (1963) zog Meerschweinchen isoliert von Artgenossen auf und prägte sie auf einen achteckigen weißen Holzblock. Danach ließ er die Meerschweinchen zwei Wochen mit Artgenossen zusammenleben. Bei Wahlversuchen entschieden sie sich für die Artgenossen, während gleichermaßen geprägte Kontrolltiere, die ohne zwischenzeit-

lichen Kontakt mit Meerschweinchen geblieben waren, den Holzblock vorzogen. Daraus schließt SHIPLEY, daß Prägung reversibel ist. Zu diesen und anderen Berichten von "Umprägungen" ist zu sagen, daß Prägung per definitionem nur in der Sensiblen Periode stattfinden kann, ebenso eine Umprägung. Eine solche Versuchsanordnung, bei der ein Tier innerhalb der Sensiblen Periode auf verschiedene Objekte geprägt wird, beweist nicht die Reversibilität der Prägung.

2.6. Prägung auf überindividuelle Merkmale

LORENZ (1935) sah in einem Vorgang nur dann Prägung, wenn eine überindividuelle Bindung an eine fremde Spezies vorlag. Das Unterscheidungsvermögen zwischen arteigenen Individuen (z.B. eigene Mutter und fremdes Muttertier) eignen sich Jungtiere über normales Lernen an (SCHUTZ 1971). So kann es vorkommen, daß junge Gänschen in den ersten beiden Lebenstagen fremden Gänsemüttern nachlaufen, niemals aber nach dem dritten Tag (LORENZ 1961). Eine Ausnahme in der Regel, daß nur überindividuelle Merkmale geprägt werden, bildet möglicherweise die von SCHUTZ (1971) beschriebene homosexuelle Prägung von Stockerperln aufeinander. SAMBRAUS (1973) konnte homosexuelle Prägung auch bei Ziegenböcken nachweisen. Derselbe Autor konnte in weiteren Untersuchungen zeigen, daß es bei Ziegenböcken nicht nur überindividuelle Merkmale sind, auf die geprägt wird, sondern daß auch eine gewisse Bevorzugung derjenigen Personen eintritt, die an der Aufzucht beteiligt waren. Wenn die Böcke die Wahl hatten, sich zwischen einem Menschen, der sie aufgezogen hatte, und einer ihnen unbekannten Person zu entscheiden, wählten sie weitaus häufiger den ihnen bekannten Menschen als Sexualobjekt. Aus den Ergebnissen läßt sich allerdings nicht entnehmen, ob diese Bevorzugung von Individuen nur das Ergebnis von Prägung oder eine Kombination von Prägung und Lernen ist.

2.7. Zustandekommen der Prägung

2.7.1. Optische Reize

Fragt man sich, wie der Prägungsvorgang abläuft, und welche Merkmale des Prägungsobjektes die Prägung letztlich auslösen, so stellt man fest, daß in der Fachliteratur darüber bislang nur spärliche Hinweise zu finden sind. Aus vielen Prägungsversuchen scheint sich herauszukristallisieren, daß optischen Reizen die Hauptbedeutung zukommt. Innerhalb dieser Reize ist es aber sehr schwierig zu entscheiden, welche sichtbaren Merkmale eines Prägungsobjektes für die Prägung relevant sind. Untersuchungen von SCHAEFER und HESS (1959) über Farbbevorzugungen bei Prägungsversuchen zeigen, daß farbige Objekte größere Prägungseffekte haben als weiße. Doch auch die einzelnen Farben wiesen recht unterschiedliche Prägungswirksamkeit auf. Diese nahm in folgender Reihenfolge ab: Blau, rot, grün, orange, grau, schwarz, gelb, weiß. Ein Einfluß anderer optischer Qualitäten wie Form, Größe und Bewegung ist denkbar.

SCHUTZ (1971) meint, daß bei Prägungen von Vögeln auf andere Vogelarten die Farbe des Gefieders nicht das alleinige Prägungsmedium sein kann. Als Beispiel gibt er an, daß Brand-, Grau- und Bleißgänse, die auf Stockenten geprägt waren, später sich auch für schwarze und weiße Hausenten interessierten. Die letzteren stammen zwar von Stockenten ab, unterscheiden sich aber im Gefieder deutlich von ihnen. Stockerpel, die auf eine andere Entenart geprägt waren, reagierten auch auf prachtkleid-tragende Erpel der Prägungsart geprägt, obwohl sie diese in ihrer Sensiblen Periode nie zu Gesicht bekommen hatten.

2.7.2. Olfaktorische Reize

Olfaktorische Reize spielen beim Zustandekommen der Prägung gleichfalls eine Rolle. MÜLLER-SCHWARZE und MÜLLER-SCHWARZE (1971) stellten Versuche mit einem jungen Schwarzwedelhirsch (*Odocoileus hemionus hemionus*) an. Dem Jungtier wurde eine Mutterattrappe angeboten, an der es saugen konnte. Außerdem war an dieser Attrappe ein Papier angebracht, das mit Duftstoffen von Gabelbockantilopen (*Antilocapra americana*) getränkt war. Nach 16 Tagen wurde der Schwarzwedelhirsch im Wahlversuch getestet. Er bekam gleich aussehende Attrappen angeboten: 1. den alten Mutterersatz, der nach Gabelbock duftete, 2. eine Attrappe, die mit Schwarzwedelhirschduft imprägniert war und 3. eine nach Maultierhirsch (*Odocoileus hemionus*) duftende Attrappe. Stets wen-

dete er sich der nach Gabelbock duftenden Attrappe zu. Auch bei späteren Konfrontationen mit Tieren der genannten Arten (Gabelbock, Maultierhirsch und Schwarzwedelhirsch) hielt sich das Versuchstier immer in der Nähe von Gabelböcken auf.

Auch MARR und GARDNER (1965) konnten olfaktorische Prägung demonstrieren. Rattenmütter und ihre Jungen wurden mit Eau de Cologne eingerieben. Als geschlechtsreife Tiere zogen die so aufgewachsenen Ratten im Wahlversuch solche Artgenossen als Sexualpartner vor, die ebenfalls nach Eau de Cologne dufteten.

2.7.3. Akustische Reize

Nach Arbeiten von GOTTLIEB und KLOPPER (1962) scheinen auch akustische Reize eine nicht unbedeutende Rolle bei der Ausbildung der Prägung zu spielen. Die genannten Autoren fanden heraus, daß akustische Signale unterschiedlich große Bedeutung haben bei Enten, die am Boden brüten (gering) und solchen, die auf Bäumen brüten (groß).

2.8. Bedeutung der Prägung

Über das, was Prägung ist und bewirkt, herrscht zumindest im deutschen Sprachraum weitgehend Einigkeit. Die klassische Definition von LORENZ (1935) besitzt auch heute noch Gültigkeit, daß Prägung die Erwerbung des Objektes der auf die Artgenossen bezogenen Triebhandlungen ist. In der Natur sind die Auswirkungen von angeborenem und erworbenem (geprägtem) Wissen schwer zu trennen. Um über Ausmaß und Wirkung der Prägung Kenntnis zu erhalten, mußte man dazu übergehen, Tiere systematisch auf artfremde Objekte zu prägen und sie unterschiedlichen, unnatürlichen Versuchsbedingungen auszusetzen. Dabei können erhebliche Unterschiede im Ausfall der Versuchsergebnisse zwischen Experimenten im Labor und solchen in Freilandanlagen auftreten (SCHUTZ 1971). Es erscheint möglich, daß bei Laborversuchen die tatsächliche Bedeutung, die der Prägung im physiologischen Ablauf der Jugendphase der entsprechenden Tierart zukommt, verzerrt wiedergegeben wird, da die experimentellen Versuchsbedingungen den Lebensumständen von freigehaltenen Tieren nicht entsprechen. Die Umwelt der Labortiere ist durch die ständige Käfighaltung reizarm. Auch die Fütterung entspricht oft nicht den natürlichen Verhältnissen.

Wird bei der Interpretation der Versuchsergebnisse diesem Umstand Rechnung getragen, und sind die Experimente darauf angelegt zu prüfen, ob überhaupt und wie lange Vertreter einer Tierart prägbar sind, ist nicht grundsätzlich dagegen etwas einzuwenden.

Die funktionelle Bedeutung der Prägung ist bei den verschiedenen Tierarten unterschiedlich groß. In diesem Zusammenhang sind Versuchsergebnisse von SCHUTZ (1971) und HESS (1959c) interessant. SCHUTZ stellte fest, daß von Stockerperln (*Anas platyrhynchos*), die unter gleichen Prägungsbedingungen aufgezogen wurden, niemals 100% einen Prägungserfolg zeigten, sondern daß immer ein Teil der Tiere sich nach der Aufzucht Angehörigen der eigenen Art zuwandte, wenn er dazu Gelegenheit hatte.

Versuche von HESS an Enten ergaben, daß gut prägbare Tiere signifikant besser prägbare Nachkommen hatten als schlecht prägbare Tiere. Das kann nur heißen, daß unterschiedliche Prägbarkeit, und damit die Bedeutung, die der Prägung bei jedem einzelnen Individuum zukommen kann, innerhalb einer Art genetisch verankert sein muß.

Beide Befunde legen den Schluß nahe, daß es innerhalb einer Art Individuen gibt, deren Kenntnis der eigenen Spezies hauptsächlich oder ausschließlich auf Prä-

gung beruht, und andere, bei denen dieses Wissen hauptsächlich oder ausschließlich auf angeborenen Mechanismen beruht.

Um diesen Sachverhalt bildlich wiederzugeben, benützt SCHUTZ (1971) das schon erwähnte Wägeprinzip. Die Arterkennung kann einerseits über angeborene Mechanismen, andererseits über die Prägung vollzogen werden. Durch die stärkere Ausbildung jeweils eines dieser beiden Kriterien kann das gleiche Ergebnis (Kenntnis der eigenen Art) auf unterschiedlichem Wege zustandekommen. Männchen und Weibchen einer Art zeigen zuweilen starke Unterschiede in der Prägbarkeit, ja, SCHUTZ behauptet, Stockentenweibchen seien überhaupt nicht prägbar, während doch Stockerpel Paradebeispiele der Prägbarkeit sind. Dieses Phänomen wird so erklärt, daß für Weibchen von Arten, deren Männchen sehr charakteristische Gefiederzeichnungen besitzen, genetische Information im Sinne eines angeborenen auslösenden Mechanismus genügt, um den artgemäßen Geschlechtspartner zu erkennen. Bei Arten ohne Geschlechtsdimorphismus (z.B. die chilenische Krickente, *Anas flavirostris*) sind die Weibchen ebenso prägbar wie die Männchen (SCHUTZ 1965).

Prägung wurde schon an sehr vielen nesthockenden Vögeln nachgewiesen. Bei zumindest einer nesthockenden Vogelart kommt sie nicht vor und wäre hier geradezu fatal: Der junge Kuckuck (*Cuculus canorus*) wird unter idealen Prägungsbedingungen aufgezogen und doch findet er als erwachsener Vogel den artgemäßen Geschlechtspartner. Das kann nur darauf zurückzuführen sein, daß bei dieser Vogelart allein das angeborene Schema zur Erkennung der eigenen Spezies wichtig ist.

2.9. Tierisches Verhalten, das auf Fremdprägung schließen läßt

2.9.1. Nestflüchter

2.9.1.1. Säugetiere

HOLTERBACH (1905) schildert das Verhalten eines zweijährigen Stieres, bei dem es sich um einen Fall von Fremdprägung handeln könnte. Das Tier wurde im jugendlichen Alter in einen Stall gebracht, in welchem außer ihm nur eine Stute stand. Nach Eintritt der Geschlechtsreife versuchte er mit Erfolg, die Stute zu decken. Es konnten nach der Kopulation Spermien in der Vagina des Pferdes nachgewiesen werden.

JUNACK (1931) berichtet von einem "anthropophil" veranlagten Ziegenbock, der ein menschliches Kleidungsstück besprang und dabei ejakulierte. Es ist anzunehmen, daß es sich hierbei nicht um eine "Perversität" des Tieres handelte, sondern um das Ergebnis einer Prägung auf den Menschen. SAMBRAUS (1973) beschreibt ein gleichartiges Verhalten von menschengepägten Ziegenböcken, die ihnen dargebotene Kleidungsstücke besprangen.

VON RAMIN (1934) berichtet von Schwierigkeiten bei Kreuzungsversuchen zwischen Pferd und Esel. Die Pferdehengste wollten Eselstuten nicht als Sexualpartner akzeptieren. Diese Schwierigkeiten konnten dadurch überwunden werden, daß man junge, zur Zucht ausgesuchte Pferdehengstfohlen von Eselstuten aufziehen ließ. Die so aufgewachsenen Hengste deckten später Eselstuten anstandslos, waren also offensichtlich auf diese geprägt.

GRZIMEK (1949) beschreibt einen Kaspar-Hauser-Versuch mit einem jungen Pferd. Das in menschlicher Gesellschaft aufgezogene Fohlen konnte später nur mit Gewalt zu Artgenossen gebracht werden, an denen es keinerlei Interesse zeigte. Das Fohlen strebte vielmehr zu vorübergehenden Personen hin.

TOEPFER (1971) spricht von geprägten Rehen, die der Pflegerin nachlaufen und ihre Stimme erkennen. Ein handaufgezoogenes Bockkitz versuchte, seine Betreuerin zu bespringen. Die Tiere besprangen sich allerdings auch gegenseitig. Da es sich hierbei nicht um eine isolierte Aufzucht der Rehe handelte, sondern nur um die Handaufzucht einer Gruppe von Rehen, ist schwer zu entscheiden, ob es sich in diesem Fall um Prägung auf den Menschen, oder ob eventuell eine Doppelprägung auf Mensch und Artgenossen vorlag.

Ein mit dieser Aufzucht vergleichbarer Versuch von SAMBRAUS (1973) beweist, daß gemeinsam aufgezogene Zicklein sich nicht auf den Menschen prägen ließen. Eine Gruppe von drei männlichen Zicklein wurde isoliert von anderen Artgenos-

sen von Menschen aufgezogen. Bei späterer Überprüfung stellte sich heraus, daß die Tiere nicht auf Menschen geprägt waren.

Ein handaufgezogener Dorkas-Gazellenbock (*Gazella dorcas*) griff den Ethologen WALTHER (1966), der sich zu Beobachtungszwecken in dem Gehege des Gazellenbockes aufhalten mußte, mehrere Stunden lang mit den Hörnern an. Danach änderte er sein Verhalten und begann, WALTHER zu umwerben und zu bespringen. Dieses Verhalten ist wahrscheinlich so zu deuten, daß der Gazellenbock durch die Handaufzucht auf den Menschen geprägt wurde. WALTHER vermutet, daß der Bock ihn als Artgenossen betrachtete und als Rivalen bekämpfte. Erst als er keine Abwehrversuche machte, sich also wie ein begattungsbereites weibliches Tier verhielt, begann der Bock, sexuelle Verhaltensweisen zu zeigen.

Eine weitere Einzelbeobachtung, die auf Prägung hinweist, wurde von MEYER (1972) gemacht. Ein vermutlich mutterloses männliches Damhirschkalb (*Dama dama*) schloß sich einer Rinderherde an. Es hatte innerhalb dieser Herde besonders enge Verbindung zu einer Färse, bei der es wiederholt zu saugen versuchte. Als im Herbst die Rinder von der Weide genommen wurden, lebte dieser Damhirsch den Winter über allein im Wald. Das ist verwunderlich, denn Damhirsche sind sonst sozial lebende Tiere. Beim nächsten Weideaustrieb im folgenden Frühjahr gesellte sich der Damhirsch wieder zu der Rinderherde. MEYER nennt diesen Vorgang eine Fehlprägung oder Umprägung, da bereits eine Mutter-Kind-Beziehung bestanden haben könnte, bevor der Damhirsch zu der Rinderherde kam.

SLUCKIN (1968), GASTON et al. (1969) und BEAUCHAMP und HESS (1971) bewiesen experimentell, indem sie Meerschweinchen von den ersten Lebenstagen an isoliert von Artgenossen aufzogen, daß diese Tiere auf belebte artfremde und unbelebte Objekte prägbar sind.

2.9.1.2. Vögel

Bei nestflüchtenden Vögeln wurde Prägung schon von vielen Autoren beschrieben, so unter anderem von LORENZ (1935), SCHUTZ (1963), HESS (1964), FABRICIUS (1964) und SALZEN (1967) deren Ergebnisse in vorausgehenden Kapiteln erwähnt wurden. Auch THOMPSON u. DUBANOSKI (1964), MOLTZ et al. (1960), CAMPBELL u. PICKLEMAN (1961) und BAER u. GRAY (1960) beschäftigten sich mit Prägungserscheinungen bei nestflüchtenden Vögeln. In diesen Arbeiten kommen allerdings keine neuen Gesetzmäßigkeiten zum Ausdruck.

2.9.2. Nesthocker

2.9.2.1. Säugetiere

WEISS (1952) erwähnt eine weibliche Katze, die einen Tag nach der Geburt von Artgenossen isoliert und von Menschen aufgezogen wurde. Als das Tier im Alter von 7 Monaten zum ersten Mal rollig wurde, stellte sich heraus, daß es sein Sexualverhalten auf den menschlichen Pfleger richtete. Eine fremde Katze, die dem Versuchstier begegnete, wurde nicht beachtet. LEYHAUSEN (1973) weist auf einen ähnlichen Fall hin. Ein weiblicher Baumozelot (*Leopardus wiedi*) mit unbekannter Vorgeschichte erwies sich als auf Menschen geprägt. Das Tier lebte ab dem 5. Lebensmonat mit einem männlichen Tier gleicher Art in einem Käfig zusammen. Es zeigte zunächst keine ungewöhnlichen Verhaltensweisen. Erst als es in Hitze kam, reagierte es in einer Weise, die auf Prägung hindeutet. Die Katze richtete nämlich ihre ganze Aufmerksamkeit auf das Bein einer Mitarbeiterin von LEYHAUSEN. Sie rieb sich an der Fußbekleidung und umklammerte das Bein. Näherte sich der Kater, so wies sie ihn wütend ab. Als sich das Weibchen bei seiner Werbung um das Bein der Frau zu höchster Erregung gesteigert hatte, gelang es dem Kater durch die Unaufmerksamkeit der Katze, diese doch zu begatten. Schließlich lernte die Katze, daß ihr der Kater und nicht das Menschenbein Befriedigung bringt. Sie akzeptierte das männliche Tier als Ersatzobjekt; wenn aber eine weibliche Person den Raum betrat, wies die Katze den Kater ab und umwarb den Menschen. Auch nach mehreren Trächtigkeiten und Geburten änderte sich daran nichts.

HEINROTH (1970) berichtet über einen jungen Eisbären (*Ursus maritimus*), der im Alter von drei Monaten von seiner Mutter entfernt wurde und dann zwei Jahre einen Braunbären (*Ursus arctus*) als Spielkameraden hatte. Später war das Tier nie dazu zu bewegen, einen weiblichen Eisbären zu decken. War dagegen im Nachbarkäfig eine Braunbärin brünstig, zeigte der Eisbär deutliches Interesse an ihr und versuchte, zu ihr zu gelangen.

LORING u. FOX (1971) zogen zwei Beagle-Welpen ab der 5. Lebenswoche isoliert auf. Bei späteren Versuchen spielten die beiden Versuchstiere am liebsten mit unbelebten Objekten und wollten von ihren früheren Wurfgeschwistern nichts wissen. Es liegt nahe, diese Störung des Sozialverhaltens auf Fehlprägung zurückzuführen.

WIELAND (1910) schreibt über eine Bernhardinerhündin, die sehr bald nach der Geburt von der Mutter getrennt und von Menschen wie ein Kind (eigenes

Bettchen und Spielzeugtiere) aufgezogen wurde. Das Tier war seinen Eltern gegenüber äußerst anhänglich. Bei Läufigkeiten wies es Rüden energisch ab. Auch nach Anwendung von Zwangsmaßnahmen ließ sich die Hündin nicht belegen. Ihr Sexualverhalten war auf Menschen gerichtet und dabei bevorzugt auf Frauen.

2.9.2.2. Vögel

Über erfolgreiche Prägungsversuche an nesthockenden Vögeln berichten unter anderen IMMELMANN (1965, 1966, 1969, 1970 und 1971), NICOLAI (1956) und THIELKE (1966).

VON FRISCH (1957) beschreibt das Verhalten eines in Gefangenschaft aufgezogenen Purpurreihers (*Ardea purpurea*), der sein Sexualverhalten auf den Menschen richtete.

Im Zustandekommen und in der Auswirkung der Prägung sind keine charakteristischen Unterschiede zu nestflüchtenden Tierarten bekannt.

3. Eigene Untersuchungen

3.1. Material

3.1.1. Versuchstiere

Als Versuchstiere (VTe) wurden Zwergkaninchen verschiedener Rassen ausgewählt: Hermelin-, Marderkaninchen und Kreuzungstiere.

Für die Versuche erwiesen sich folgende physiologische Daten der Zwergkaninchen als entscheidend: Der Zeitpunkt des Augenöffnens liegt um den 10. Lebenstag. Die Geschlechtsreife tritt etwa um den 4. Monat ein.

Als Prägungsobjekte wurden Meerschweinchen ausgewählt, da sie unter den domestizierten Tieren die einzigen sind, die man gefahrlos gemeinsam mit Kaninchen halten kann. Verwendet wurden nur ♂♂, weil diese ein aktives Sexualverhalten mit umfangreichem Verhaltensrepertoire zeigen, welches auf die Kaninchen stimulierend wirken soll. Damit sich bei den Versuchen Farbbevorzugungen nicht störend auswirken konnten, wurden nur einheitlich weiße Meerschweinchen (White Pirbright) ausgewählt.

3.1.2. Aufzucht der Kaninchen

Die Jungtiere wurden (mit 2 Ausnahmen) vor dem Öffnen der Augen von den Muttertieren entfernt und in optischer Isolierung von Artgenossen mit jeweils einem Meerschweinchen zusammen aufgezogen. Als Ersatz für die Kaninchen-Muttermilch wurde folgende Mischung verwendet:

2/3 Kondensmilch (10% Fettgehalt)

1/3 BOVISERIN[®] (keimfrei gewonnenes Rinderserum der
Fa. BEHRINGWERKE A.G.)

Dem Milchersatz wurden Sulfonamide und ein Multivitaminpräparat zugesetzt.

Vom Tage der Isolierung an wurden die Jungkaninchen dreimal täglich mit der Flasche gefüttert. Von der zweiten Lebenswoche an hatten sie ständig Gelegenheit, Heu, Kaninpelletfutter und Wasser nach Belieben aufzunehmen. Mit 4 bis 5 Wochen, je nach Gesundheitszustand und Konstitution, wurden die Kaninchen dem Muttermilchersatz entwöhnt und nahmen feste Nahrung auf. Bei Durchfall und Blähsucht bekamen die Jungtiere erhöhte Gaben von Sulfonamiden oral. Außerdem wurde Chloramphenicol, Glucose und eine äquilibrierte Elektrolytlösung ("Äquifusal") parenteral verabreicht.

3.1.3. Gruppeneinteilung

Gruppe A besteht aus 10 ♂♂♂, die am 8. Lebenstag von Artgenossen isoliert und mit jeweils einem Meerschweinchen zusammengebracht wurden. Die optische Isolierung von Artgenossen dauerte 120 Tage. Anschließend begannen die Testserien.

Gruppe B besteht aus 8 männlichen Zwergkaninchen. Der Zeitpunkt der optischen Isolierung von Artgenossen und das Zusammensetzen mit einem Meerschweinchen liegt gleichfalls am 8. Lebenstag, also vor dem Augenöffnen. Die Dauer der Isolierung von Artgenossen beträgt bei diesen Tieren 90 Tage. Nach dieser Zeit werden die Meerschweinchen entfernt und jeweils 2 VTe gemeinsam in einem Käfig einen Monat lang gehalten. Auch bei diesen Böcken beginnen die Testserien mit 4 Monaten, also nach Eintritt der Geschlechtsreife.

Des weiteren wurden 3 Böcke herangezogen, von denen jeweils einer am 3., 4. und 5. Lebenstag isoliert wurde, sowie 2 männliche Tiere, die am 10. Lebenstag isoliert wurden, d.h., unmittelbar nach dem Augenöffnen.

Gruppe C umfaßt 6 weibliche Tiere. Die optische Isolierung von Artgenossen und das Zusammenbringen mit Meerschweinchen geschah am 8. Lebenstag.

Gruppe D besteht aus 7 weiblichen Tieren, die zwischen dem 3. und 5. Lebenstag von Artgenossen isoliert und mit jeweils einem Meerschweinchen zusammen gehalten wurden. Die Dauer der optischen Isolierung von Artgenossen betrug 120 Tage. Im Anschluß daran begannen die Testserien.

Weitere Versuchsobjekte (außer den Meerschweinchen) sind zwei weibliche, sterilisierte Zwergkaninchen und 4 unter natürlichen Bedingungen aufgewachsene Rammler, die als Kontrolltiere dienten. Als weiterer möglicher Sexualpartner für die Versuchstiere wurde eine ca. 3 Monate alte weibliche Katze herangezogen.

Die Tiere der Gruppen A bis D wurden zu einem Zahnheitstest verwendet. Ebenso ca. 20 normal aufgewachsene Kontrolltiere aus 5 verschiedenen Würfen von Zwergkaninchen.

Ein Überblick über das verwendete Tiermaterial wird in Tabelle 1 gegeben.

Einige Versuchstiere starben im Verlauf der Testperiode und fielen damit für weitere Versuche aus. Die Anzahl der in den einzelnen Versuchen verwendeten Tiere ist deswegen unterschiedlich groß. Sie wird bei den Ergebnissen der Versuche angegeben.

Tabelle 1: Verwendetes Tiermaterial und Aufzuchtbedingungen

Gruppe	Versuchstier Nr.	Anzahl	Geschlecht	Beginn der optischen Isolierung von Artgenossen
A	1 - 10	10	männlich	8. Lebenstag
B	11 - 18	8	männlich	8. Lebenstag
	19 - 23	5	männlich	3. - 10. Lebenstag
C	24 - 29	6	weiblich	8. Lebenstag
D	30 - 36	7	weiblich	3. - 5. Lebenstag
Kontrolltiere	37 - 40	4	männlich	(normal aufgewachsen)

3.2. Methodik

3.2.1. Allgemeines

Als Kriterium für die Prägung wurde das Sexualverhalten der Kaninchen herangezogen, weil dies den sichersten Hinweis auf eine vollzogene Prägung zu bieten schien. Besonderer Wert wurde dabei auf den Aufsprung eines Kaninchens auf ein Objekt gelegt, weil dieser das deutlichste Zeichen einer sexuellen Zuneigung zu einem Partner ist. Als Test wurde im allgemeinen der Wahlversuch angewandt, d.h., das Versuchstier hatte die Möglichkeit, sich zwischen zwei gebotenen Objekten zu entscheiden. Nur bei Versuch 1 und 2 stand den Versuchskaninchen lediglich ein Objekt zur Verfügung.

Die Versuche fanden in einem von drei Seiten mit Holzwänden umgebenen Käfig statt. Die Ausmaße des Käfigs betrugen 100 x 50 x 50 cm. Die Vorderseite des Käfigs war mit Drahtgittertüren versehen.

An einem Tag wurden maximal 2 Tests mit einem Versuchstier durchgeführt, um eine mögliche Überbeanspruchung der Kaninchen zu vermeiden.

In Tabelle 2 sind die im folgenden verwendeten Abkürzungen und Symbole aufgeführt.

Tabelle 2: Erklärung der verwendeten Abkürzungen und Symbole

Abkürzungen:	VT(e)	Versuchstier(e)
	VO(e)	Versuchsobjekt(e)

Beurteilungsschema:

⊕	vollständiger Deckakt
+	Aufsprung
a	sonstige Verhaltensformen des Sexualbereichs (wie "Harnspritzen", "Umkreisen" und charakteristische Lautäußerungen)
b	unspezifische Kontaktaufnahme (Beriechen, "Markieren")
-	keine Kontaktaufnahme

3.2.2. Versuchsanordnungen

Versuch 1

Als VO diente ein äußerst ruhiges und duldsames männliches Meerschweinchen. Die VTe sind männliche Zwergkaninchen der Gruppen A und B und Kontrolltiere. Die maximale Versuchsdauer beträgt 10 Minuten. Beurteilt wird nach den in Tab. 2 aufgeführten Kriterien.

Versuch 2

Getestet werden die Kaninchenböcke der Gruppen A und B und die Kontrolltiere. Als VO diente eine etwa drei Monate alte weibliche Katze. Die Kaninchen blieben so lange bei der Katze im Käfig, bis ein Aufsprung erfolgte, im Höchstfalle aber 20 Minuten.

Versuch 3

VOe sind eine drei Monate alte weibliche Katze und ein adultes, sterilisiertes weibliches Kaninchen. VTe sind die Kaninchen der Gruppen A und B, sowie Nr. 23, Nr. 19 und Kontrollen. Die maximale Versuchsdauer beträgt 10 Minuten. Erfolgt ein Aufsprung auf eines der beiden VOe, so wird der Versuch vorzeitig abgebrochen.

Versuch 4

Zu jeweils einem männlichen VT der Gruppen A und B und den Kontrollen wurden ein männliches Meerschweinchen und ein sterilisiertes weibliches Kaninchen in den Käfig gesetzt. Die Versuchszeit beträgt maximal 10 Minuten; der Versuch wurde dann abgebrochen, wenn das VT auf eines der beiden VOe gesprungen war. Erfolgte kein Aufsprung, so wurde das Verhalten nach den beschriebenen Kategorien beurteilt.

Versuch 5

VOe sind zwei gleichgroße walzenförmige Attrappen von etwa 30 cm Länge und 10 cm Durchmesser. Attrappe 1 besteht aus weißem, luftgetrocknetem Kaninchenfell und ist mit Heu ausgestopft. Attrappe 2 wurde aus weißem, ebenfalls luftgetrocknetem Meerschweinchenfell hergestellt. Sie ist ebenso wie Attrappe 1 mit Heu ausgefüllt. Zur Intensivierung des artspezifischen Duftes wurden die Attrappen mit Harn der jeweiligen Tierart bestrichen. Die Attrappen wurden in gleichem Abstand zur Mitte des Käfigs auf den Boden gelegt. VTe sind die männlichen Versuchskaninchen der Gruppen A und B. Jedes VT wurde einzeln in die

Mitte des Käfigs zwischen die beiden Attrappen gesetzt.

Beurteilt wurde das Verhalten gegenüber den beiden Attrappen. Die maximale Versuchsdauer betrug 10 Minuten. Vorzeitiger Abbruch erfolgte bei einem Aufsprung auf eine der beiden Attrappen. Jedes VT wurde so vielen Testen unterworfen, bis insgesamt 7 Aufsprünge erreicht waren. Um zu vermeiden, daß sich eine bestimmte Seitenstetigkeit der Kaninchen beim Aufsuchen der Attrappen als Störfaktor auswirkte, wurden zwischen zwei Versuchen mit demselben Tier die beiden Attrappen in ihrer Position miteinander vertauscht.

Versuch 6

VOe sind zwei Attrappen aus weißem synthetischem Fell, mit einer Haarlänge von etwa einem Zentimeter. In Größe und Gestalt entsprechen sie den Attrappen von Versuch 5. Sie sind jedoch nicht ausgestopft, so daß sie der Versuchsleiter über die Arme streifen konnte. Eine Attrappe ist mit Harn von Kaninchen, die andere mit Harn von Meerschweinchen bestrichen.

VTe sind die Kaninchen der Gruppen A und B.

Die künstlichen Felle wurden dem Versuchsleiter über die Unterarme gestreift. In jeder Hand hält er, verdeckt durch die Felle, eine künstliche Vagina für Kaninchen. Dadurch wird den VTen beim Aufsprung auf die Attrappen ein sexueller Erfolg in Form der Ejakulation gewährt und eine negative Konditionierung (in Form einer nachlassenden Paarungsbereitschaft) verhindert.

Die maximale Versuchsdauer beträgt 10 Minuten. Vorzeitiger Abbruch erfolgt bei einem Aufsprung, der in diesem Versuch als alleiniges Beurteilungskriterium für eine erfolgte Entscheidung herangezogen wird. Von jedem VT wurden 8 Entscheidungen herbeigeführt.

Versuch 7

VOe sind 2 Attrappen unterschiedlicher Größe aus weißem, luftgetrocknetem Kaninchenfell. Beide sind walzenförmig und mit Heu ausgestopft. Um eine Intensivierung des Geruches zu erlangen, wurden die Attrappen mit Harn und Kot von Kaninchen eingerieben. Attrappe 1 ist 30 cm lang und hat einen Durchmesser von 10 cm, ist also etwa zwergkaninchengroß. Attrappe 2 ist 20 cm lang und mißt 7 cm im $\emptyset$ und hat somit ungefähr die Größe eines Meerschweinchens.

VTe sind die männl. Zwergkaninchen der Gruppen A und B.

Die maximale Versuchszeit betrug 10 Minuten. Ein vorzeitiger Abbruch erfolgte bei einem Aufsprung, der auch hier als einziges Kriterium der Entscheidung für die eine oder die andere Attrappe gewertet wurde. Mit jedem VT wurden 10 Ver-

suche durchgeführt, ohne Rücksicht auf Zahl und Ausfall der Entscheidungen.

Versuch 8

VTe sind die weibl. Zwergkaninchen der Gruppen C und D.

Es sollte untersucht werden, ob sich die VTe von einem normal aufgewachsenen Rammler decken lassen. Um einen unerwünschten Deckakt zu vermeiden, der die Brunst der weibl. Kaninchen beenden würde, wurde der Rammler vor der Ejakulation entfernt. Der Versuch wurde vorzeitig abgebrochen, wenn das VT den Rammler duldete. Ansonsten betrug die maximale Versuchsdauer 10 Minuten.

Zahmheitstest

Getestet wurden die Tiere in dem ihnen vertrauten Käfig, in dem sie jeweils zu dieser Zeit lebten. Es wurde gewertet, ob die Tiere bei Berührung durch den Untersucher in die hintere Hälfte ihrer Käfige zurückwichen, oder ob sie die Berührung duldeten bzw. von selbst zur Kontaktaufnahme bereit waren.

3.3. Ergebnisse

3.3.1. Allgemeines

Bereits vor Versuchsbeginn zeigten die Kaninchen ein Verhalten, das erwähnenswert scheint. Es konnte wiederholt beobachtet werden, daß die männlichen Kaninchen versuchten, auf die Meerschweinchen aufzuspringen. Dabei wollten sie sich, wie es beim artgemäßen Deckakt der Kaninchen geschieht, im Nackenfell des Partners mit den Zähnen festhalten. Dagegen wehrten sich die Meerschweinchen ganz energisch und versuchten zu entfliehen. Mit zunehmendem Alter der VTe wuchs die Aggressivität gegenüber den Meerschweinchen. Sie jagten die Meerschweinchen im Käfig umher, versuchten, sie festzuhalten und aufzuspringen, was meistens nicht gelang. Dabei bissen sie die Meerschweinchen in den Rücken, in die Seiten und in die Ohren. Die Bösartigkeit der Kaninchenböcke ging nach Beginn der Geschlechtsreife so weit, daß die Meerschweinchen entfernt werden mußten, bevor sie ernsthaftere Verletzungen davontrugen.

Die weiblichen Kaninchen zeigten sich nie gegen die mit ihnen zusammenlebenden Meerschweinchen aggressiv. Während der Brünstigkeit versuchten sie allerdings, auf die Meerschweinchen aufzuspringen.

3.3.2. Ergebnisse der einzelnen Versuche

Versuch 1

Versuch 1 wurde durchgeführt, um über das Verhalten der VTe gegenüber Meerschweinchen quantifizierbare Aussagen machen zu können.

Es wurden 3 Testserien mit jedem Bock durchgeführt.

Bei Gruppe A zeigten 7 Tiere in jeder Testserie Aufsprünge auf das VO. Zwei Kaninchen sprangen mindesten ein Mal auf das Meerschweinchen auf. Nur VT Nr. 8 zeigte kein sexuelles Interesse an dem VO.

Von Gruppe B sprangen 6 VTe mindestens zwei Mal auf. Nur ein Tier tat dies nicht; es zeigte lediglich ein Mal sexuelles Interesse an dem Meerschweinchen.

Vier Tiere zeigten in jeder Testserie Aufsprünge auf das VO, ein weiteres bekundete nur ein Mal sexuelles Interesse an dem Meerschweinchen.

Die Ergebnisse des Versuches sind in den Tabellen 3a, 3b und 3c dargestellt.

Alle Kontrolltiere sprangen mindestens einmal in jeder Testserie auf das Meerschweinchen auf.

Tab. 3a: Versuche zur Sexualpartnerwahl von 10 männlichen Kaninchen, die am 8. Lebenstag für die Dauer von 120 Tagen von Artgenossen isoliert und einzeln mit Meerschweinchen gehalten wurden (Gruppe A). Getestet wurde an einem Meerschweinchen.

Zeichenerklärung s. Tab. 2

Testserie

VT Nr.	VO	1	2	3
1	Meer-schw.	+	+	+
2	"	+	a	+
3	"	+	+	+
4	"	+	+	+
5	"	+	+	+
6	"	+	+	+
7	"	+	+	+
8	"	b	b	b
9	"	a	b	+
10	"	+	+	+

		insgesamt			
Verhaltens- weisen	+	8	7	9	24
	a	1	1	0	2
	b	1	2	1	4
	-	0	0	0	0

Tab 3b: Versuche zur Sexualpartnerwahl von 7 männlichen Kaninchen, die am 8. Lebenstag für die Dauer von 90 Tagen von Artgenossen isoliert und einzeln mit Meerschweinchen gehalten wurden. Anschließend wurden sie 30 Tage lang mit Artgenossen zusammengehalten. Getestet wurde an einem Meerschweinchen.

Zeichenerklärung s. Tab. 2

VT Nr.	VO	T e s t s e r i e		
		1	2	3
11	Meer-schw.	b	a	b
12	"	+	+	+
13	"	a	+	+
14	"	+	+	+
15	"	+	+	b
17	"	+	+	+
18	"	+	+	+

		insgesamt			
Verhaltens- weisen	+	5	6	5	16
	a	1	1	0	2
	b	1	0	2	3
	-	0	0	0	0

Tab. 3c: Versuche zur Sexualpartnerwahl von 4 männlichen Kaninchen, von denen 3 zwischen dem 3. und 5. und eines am 10. Lebenstag von Artgenossen isoliert und für die Dauer von 120 Tagen einzeln mit Meerschweinchen zusammen gehalten wurden. Getestet wurde an einem Meerschweinchen. Zeichenerklärung s. Tab. 2

T e s t s e r i e

VT Nr.	VO	1	2	3
23	Meer- schw.	a	+	+
19	"	+	+	+
20	"	+	+	+
21	"	+	+	+

Versuch 2

Um zu erfahren, wie die VTe auf ein ihnen unbekanntes, artfremdes Objekt reagieren, wurden sie mit einer jungen weiblichen Katze konfrontiert. Da sich diese - vermutlich durch die große Anzahl der Versuche - sehr aggressiv gegen die Kaninchen benahm, wurden nur die VT-Gruppen A und B getestet.

Es wurden drei Testserien durchgeführt.

Von den 10 Kaninchen, die 120 Tage isoliert waren (Gruppe A), sprangen 8 Tiere in jeder Testserie auf die Katze auf. Eins zeigte lediglich einen Aufsprung, und ein weiteres akzeptierte die Katze niemals als Sexualpartner.

Von 8 Kaninchen der Versuchsgruppe B (90 Tage isoliert) nahmen 5 Tiere die Katze als Sexualpartner an. Zwei Tiere zeigten kein sexuelles Interesse an der Katze. Von den zwei Tieren, die nach dem Augenöffnen isoliert wurden, bekundete eines einmal Interesse an der Katze, und das andere sprang zweimal auf die Katze auf. Die 4 Kontrolltiere zeigten in jeder der drei Testserien mindestens einen Aufsprung auf die Katze.

Die Ergebnisse des Versuches sind in den Tabellen 4a und 4b wiedergegeben.

Tab. 4a: Ergebnisse von Versuch 2

Versuchsgruppe A besteht aus 10 männlichen Kaninchen, die am 8. Lebenstag von Artgenossen isoliert und mit Meerschweinchen zusammen gehalten wurden. Die Isolation hielt 120 Tage an.

Zeichenerklärung s. Tab. 2

		T e s t s e r i e			
VT Nr.	VO	1	2	3	
1	Katze	+	+	+	
2	"	+	+	+	
3	"	+	+	+	
4	"	+	+	+	
5	"	+	+	+	
6	"	+	+	+	
7	"	+	+	+	
8	"	b	b	+	
9	"	+	+	+	
10	"	b	b	b	
					insgesamt
Verhaltens- weisen	+	8	8	9	25
	a	0	0	0	0
	b	2	2	1	5
	-	0	0	0	0

Tab. 4b: Ergebnisse von Versuch 2

Versuchsgruppe B besteht aus 7 männl. Kaninchen, die am 8. Lebenstag von Artgenossen isoliert und 90 Tage mit Meerschweinchen zusammen gehalten wurden. Danach lebten sie 30 Tage mit Artgenossen zusammen.

Zeichenerklärung s. Tab. 2

		T e s t s e r i e				
VT Nr.	VO	1	2	3		
11	Katze	b	b	b		
12	"	+	+	+		
13	"	+	+	+		
14	"	+	+	+		
15	"	b	b	b		
17	"	+	+	+		
18	"	+	+	+		
					insgesamt	
		+	5	5	5	15
Verhaltens- weisen	a	0	0	0	0	0
	b	2	2	2	2	6
	-	0	0	0	0	0

		T e s t s e r i e			
VT Nr.	VO	1	2	3	
22	Katze	a	a	b	
23	"	b	+	+	

Die VT Nr. 22 und 23 wurden am 10. Lebenstag von Artgenossen isoliert und 120 Tage einzeln mit Meerschweinchen zusammengehalten.

Versuch 3

Dieser Versuch wurde durchgeführt, um eine Aussage darüber machen zu können, ob die VTen wahllos irgendein Tier als Sexualpartner akzeptieren. Den in Tabelle 5 aufgeführten VTen wurden gleichzeitig die schon erwähnte Katze und ein sterilisiertes weibliches Kaninchen angeboten.

Auch zu diesem Versuch ist zu sagen, daß sich die Katze äußerst angriffslustig gegenüber den Kaninchen verhielt. Daher mußte eine Beeinflussung des Versuchsverlaufes befürchtet werden. Aus diesem Grund konnten nicht alle Tiere getestet werden.

Die Ergebnisse des Versuches sind in den Tabellen 5a und 5b zusammengefaßt.

Tab. 5a: Ergebnisse von Versuch 3

Kat weibliche Katze

Kan sterilisiertes weibliches Zwergkaninchen

Zeichenerklärung

b unspezifische oder fehlende Kontaktaufnahme

sonst wie in Tab. 2 dargestellt

VT Nr.	VOe	T e s t s e r i e		
		1	2	3
1	Kat Kan	b ⊕	b +	b +
2	" "	a ⊕	b +	+ a
3	" "	b ⊕	b +	b +
4	" "	b ⊕	b +	b b
5	" "	b ⊕	b +	+ b
6	" "	+ b	+ b	+ b
7	" "	a ⊕	a +	b +
9	" "	b ⊕	+ a	+ b
10	" "	b ⊕	b +	b +
11	" "	b b	b ⊕	b b
12	" "	a +	+ b	a +
13	" "	a +	b ⊕	b +
14	" "	+ a	+ b	+ a
23	" "	b ⊕	b +	b +
19	" "	b b	b ⊕	b +

Tabelle 5b: Zusammenfassung der Ergebnisse von Versuch 3:

	Versuchsobjekte	
	Katze	Kaninchen
1. Deckakte	0	12
2. Aufsprünge ohne Deckakt	11	18
3. Sonstige Verhaltensformen des Sexualbereiches	6	4
4. Unspezifische oder fehlende Kontaktaufnahme	28	11

Die Kontrolltiere wählten in jeder Testserie das Kaninchen als Sexualpartner.

Versuch 4

Dieser Wahlversuch zwischen arteigenem VO und Prägungsobjekt Meerschweinchen sollte Aufschluß darüber geben, ob sich Kaninchen auf eine fremde Spezies sexuell prägen lassen.

Der Prägungseffekt sollte an einer möglichen Bevorzugung eines der Objekte als Sexualpartner nachgewiesen werden.

Die Ergebnisse sind in den Tabellen 6a, 6b und 7 dargestellt.

Tab. 6a: Ergebnisse von Versuch 4, Versuchsgruppe A
Zeichenerklärung s. Tab. 2 (Ka = Kaninchen; Ms = Meerschweinchen)

T e s t s e r i e

VT Nr.	VOe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Ka Ms	⊕ b	⊕ -	+	+	+	⊕ b	+	+	⊕ b	+	+	+
2	"	⊕ b	⊕ a	+	a	a	⊕ b	+	+	⊕ b	+	+	+
3	"	⊕ -	⊕ -	+	+	+	⊕ -	+	+	⊕ -	+	+	+
4	"	+	⊕ b	+	+	a	⊕ b	+	+	⊕ b	+	+	+
5	"	+	⊕ b	a	+	+	a	+	+	+	+	+	+
6	"	⊕ -	+	a	+	+	⊕ a	+	+	⊕ a	+	+	+
7	"	⊕ -	⊕ b	+	+	+	+	+	+	⊕ b	+	+	+
9	"	⊕ b	a	+	+	+	⊕ -	+	+	⊕ -	+	+	a
10	"	⊕ a	+	+	+	+	⊕ -	+	+	⊕ -	+	+	+

Tab. 6b: (Erläuterungen s. Tab. 6a)

VT Nr.	Voe	T e s t s e r i e											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
19	Ka Ms	b b	b a	+ b	+ -	+ b	⊕ a	+ b	a a	+ b	⊕ -	+ b	+ -
20	" "	b b	b b	a a	b +	b b	b b	b a	b a	b b	b b	b +	⊕ -
21	" "	+ b	⊕ b	a b	+ -	+ -	+ b	+ -	a a	+ -	+ b	+ -	a a
23	" "	a +	⊕ a	+ b	a +	+ b	⊕ a	+ -	⊕ b	⊕ -	+ b	+ a	+ b
11	" "	b b	b b	b b	+ b	+ b	⊕ -	b b	b b	b b	⊕ -	+ b	+ b
12	" "	+ b	b b	+ b	+ a	+ -	+ -	+ b	+ a	+ b	⊕ b	a a	a +
13	" "	a b	a -	a a	+ b	+ b	+ b	+ a	+ b	a b	⊕ -	+ b	+ a
14	" "	a b	a b	+ b	+ b	+ b	⊕ -	a a	+ b	+ b	+ b	a a	+ b
15	" "	⊕ -	+ b	a b	+ b	a a	a +	+ b	b b	b +	+ a	+ b	⊕ b
17	" "	⊕ b	+ b	+ -	+ a	a +	+ -	+ -	+ a	+ a	+ a	+ a	⊕ -
18	" "	⊕ b	+ -	a a	+ -	⊕ -	+ -	+ -	+ -	+ -	+ -	+ -	⊕ -

G r u p p e B

Tabelle 7: Zusammenfassung der Ergebnisse von Versuch 4

Gruppe A

	Versuchsobjekte	
	Kaninchen	Meerschweinchen
1. Aufsprünge	98	7
2. Sonstige Verhaltensformen des Sexualbereiches	10	21
3. Unspezifische Kontaktaufnahme	0	49
4. Keine Kontaktaufnahme	0	31

Gruppe B

	Versuchsobjekte	
	Kaninchen	Meerschweinchen
1. Aufsprünge	60	4
2. Sonstige Verhaltensformen des Sexualbereiches	15	16
3. Unspezifische Kontaktaufnahme	9	41
4. Keine Kontaktaufnahme	0	23

Die Kontrolltiere bevorzugten ausnahmslos das Kaninchen gegenüber dem Meerschweinchen.

Versuch 5

In den bisher durchgeführten Versuchen wurde der Artgenosse eindeutig bevorzugt. Dabei muß berücksichtigt werden, daß der Artgenosse gegenüber dem Meerschweinchen wesentlich günstigere Voraussetzungen mitbringt, um bei den Versuchskaninchen die artgemäßen Verhaltenskoordinationen (z.B. Umklammerung) ablaufen zu lassen. Aus diesem Grund wurde der folgende Versuch so angelegt, daß sich sowohl Größenunterschiede zwischen Meerschweinchen und Kaninchen als auch aufforderndes Verhalten seitens der weiblichen Kaninchen ausschalten ließen. Um Form, Größe und Verhalten als differierende Reizqualitäten zu eliminieren, wurden Attrappen als Sexualpartner für die Versuchstiere verwendet.

Die Ergebnisse des Versuches sind in Abbildung 1 und Tabelle 8 dargestellt.

Abb. 1: Ergebnisse von Versuch 5, Versuchsgruppen A und B

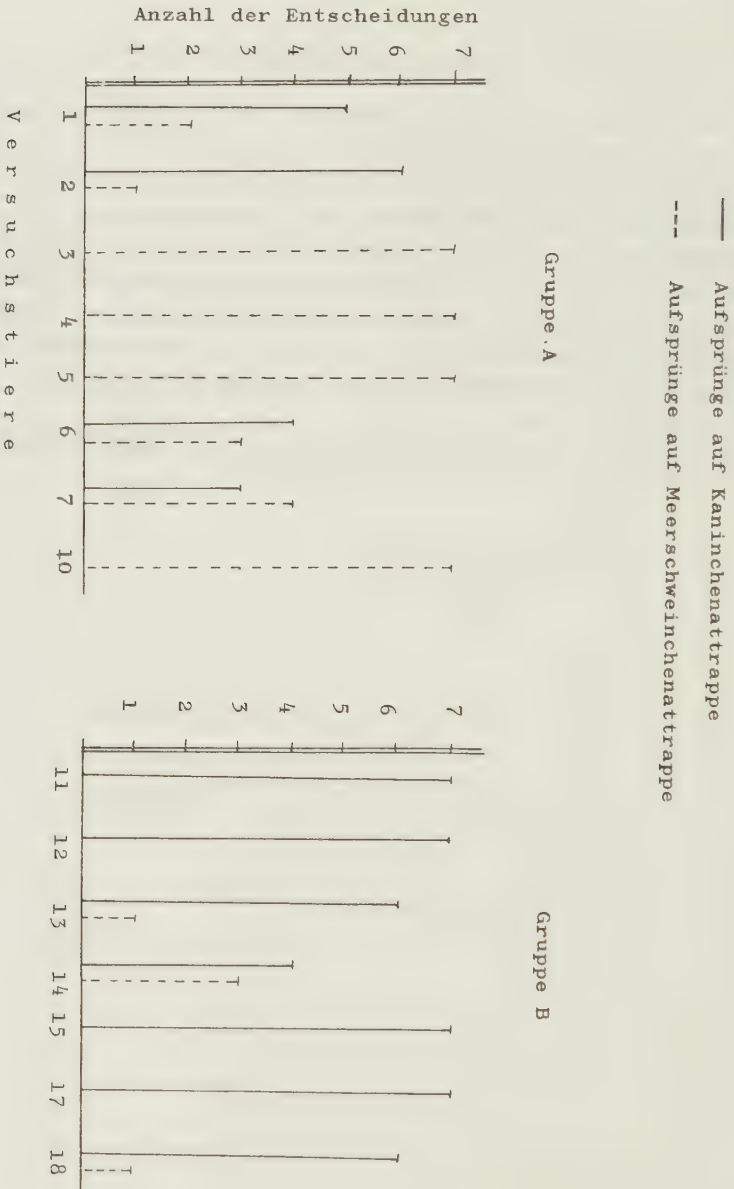


Tabelle 8: Zusammenfassung der Ergebnisse von Versuch 5

	Aufsprünge auf	
	Kaninchen- attrappe	Meerschweinchen- attrappe
Gruppe A	18	38
Gruppe B	44	5

Die Unterschiede sind in beiden Fällen statistisch hochsignifikant (Chi²-Test; $p < 0,01$).

Die Kontrolltiere reagierten negativ auf die Attrappen, d.h., sie besprangen sie niemals.

Versuch 6

Um einen möglichen Einfluß optischer und taktiler Unterschiede in der Fellqualität auf die Entscheidung der VTe auszuschalten, wurde die Versuchsanordnung von Versuch 5 mit Attrappen aus synthetischem Kunstfell wiederholt.

Durch diesen Versuch konnte untersucht werden, ob allein olfaktorische Reize einen Einfluß auf die Entscheidung der Kaninchen haben können.

Die Ergebnisse dieses Versuches sind in Abbildung 2 und Tabelle 9 dargestellt.

Abb. 2: Ergebnisse von Versuch 6, Versuchsgruppen A und B

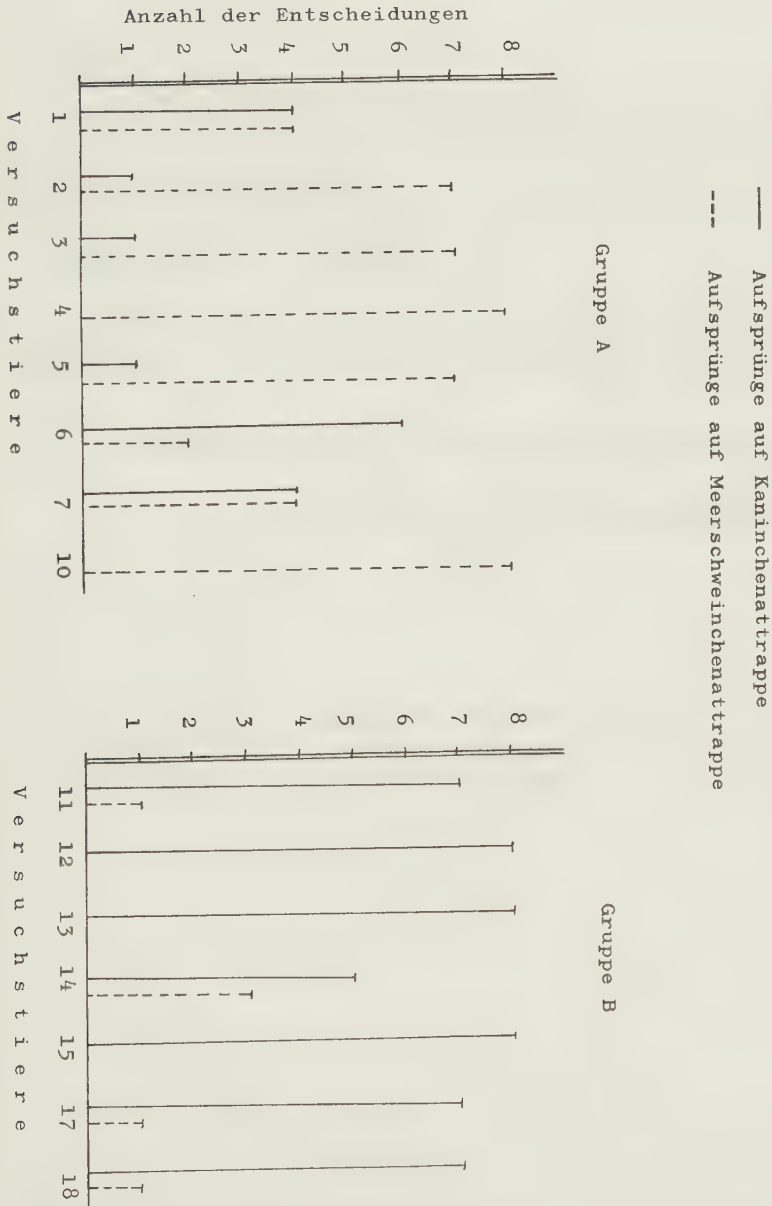


Tabelle 9: Zusammenfassung der Ergebnisse von Versuch 6:

		Versuchsobjekte	
		Kaninchen- attrappe	Meerschweinchen- attrappe
Entscheidungen	Gruppe A	17	47
	Gruppe B	50	6

Die Unterschiede sind in beiden Fällen statistisch hochsignifikant (Chi^2 -Test; $p < 0,01$).

Die Kontrolltiere akzeptierten die Attrappen nicht.

Versuch 7

Es sollte ein möglicher Einfluß der Größe der Versuchsobjekte auf die Entscheidung der Kaninchen untersucht werden. Deshalb bekamen die VTe der Gruppen A und B unterschiedlich große Attrappen angeboten. Eine Attrappe war kaninchengroß, die andere hatte ungefähr Meerschweinchengröße. Die Ergebnisse sind in Tabelle 10 dargestellt.

Tabelle 10: Zusammenfassung der Ergebnisse von Versuch 7

	Aufsprünge auf	
	große	kleine
	Attrappe	
Gruppe A	24	3
Gruppe B	28	3

In beiden Fällen sind die Unterschiede statistisch hochsignifikant (χ^2 -Test; $p < 0,01$).

Keines der Kontrolltiere akzeptierte die Attrappen.

Versuch 8

Dieser Versuch war angesetzt, um herauszufinden, ob bei den weiblichen Kaininchen Fremdprägung eingetreten war. Das sollte durch das Sexualverhalten der weibl. VTen gegenüber einem normal aufgewachsenen Rammler herausgefunden werden.

Ergebnisse: Von 13 weibl. VTen duldeten 9 in allen 6 Testen den Rammler. Da bei 2 Tieren (Nr. 25 und Nr. 27) ein vollständiger Deckakt stattgefunden hatte, ließen diese sich danach nicht mehr bespringen und schieden deswegen für weitere Versuche aus. Die restlichen Tiere duldeten den Rammler mindestens einmal.

Die Ergebnisse des Versuches sind in den Tabellen 11a und 11b dargestellt.

Tab. 11a: Ergebnisse von Versuch 8

Die Versuchsgruppe C besteht aus 6 weiblichen Kaninchen, die am 8. Lebenstag für die Dauer von 120 Tagen von Artgenossen isoliert und einzeln mit Meerschweinchen gehalten wurden.

Zeichenerklärung: ⊕ vollständiger Deckakt
 + Duldung des Rammlers
 - keine Duldung des Rammlers

T e s t s e r i e

VT Nr.	VO	1	2	3	4	5	6
24	Rammler	+	+	+	+	+	+
25	"	-	⊕	-	-	-	-
26	"	+	+	+	+	+	+
27	"	+	+	⊕	-	-	-
28	"	+	+	+	+	+	+
29	"	+	+	+	+	+	+

							insgesamt
Verhaltens-	+	5	5	4	4	4	26
weisen	⊕	0	1	1	0	0	2
	-	1	0	1	2	2	8

Tab. 11b: Ergebnisse von Versuch 8

Die Versuchsgruppe D besteht aus 7 weiblichen Kaninchen, die zwischen dem 3. und 5. Lebenstag von Artgenossen isoliert und für die Dauer von 120 Tagen einzeln mit Meerschweinchen gehalten wurden. Zeichenerklärung s. Tab. 11a

VT Nr.	VO	T e s t s e r i e					
		1	2	3	4	5	6
30	Rammeler	+	+	+	+	+	+
31	"	+	+	+	+	+	+
32	"	-	+	+	-	+	+
33	"	-	-	+	+	+	+
34	"	+	+	+	+	+	+
35	"	+	+	+	+	+	+
36	"	+	+	+	+	+	+
		insgesamt					
Verhaltens-	+	5	6	7	6	7	7
weisen	-	2	1	0	1	0	0
							38
							4

Ergebnisse des Zahmheitstestes

Es wurde beobachtet, daß handaufgezogene Tiere wesentlich zahmer waren als natürlich aufgewachsene.

Die am 8. Lebenstag von der Mutter entfernten Jungtiere machten zunächst bei Berührung Abwehrbewegungen und gaben Schrecklaute von sich. Schon am zweiten Tag der Handhabung verschwand diese abweisende Haltung. Am 3. und 4. Tag nach der Isolierung zeigten sie keine Scheu mehr wenn sie in die Hand genommen wurden und bekundeten mit besonderen Lauten ihren Hunger. Waren die kleinen Kaninchen fähig, sich fortzubewegen, dann kamen sie zum vorderen Gitter des Käfigs gehoppelt, sobald sie die Stimme der Untersucherin vernahmen und warteten auf Futter. Auch im späteren Leben der Versuchstiere ließ die Zahmheit nie in ihrer Intensität nach. Die Tiere waren immer bereit, mit Menschen Kontakt aufzunehmen.

Bei einigen Kaninchen konnte sogar beobachtet werden, daß sie den Menschen, der sich ihnen näherte, umwarben. Diese Kaninchenböcke zeigten auch Begattungsbemühungen an der menschlichen Hand. Diese Absicht wurde dadurch besonders deutlich, daß sie in die künstliche Vagina ejakulierten, die die untersuchende Person ihnen in der bloßen Hand anbot. Normal aufgewachsene Kaninchen brauchen dagegen eine gewisse Zeit, bis sie die künstliche Vagina annehmen.

Die untersuchten Kontrolltiere zeigten ungefähr bis zur dritten Lebenswoche bei Berührung durch Personen heftige Angstreaktionen. Ab der vierten Woche begannen sie, sich neugierig gegenüber der Untersucherin zu verhalten. Vor Berührungen scheuten sie allerdings auch dann noch zurück oder duldeten diese nur überaus ängstlich, indem sie Duckhaltung einnahmen.

3.4. Diskussion

3.4.1. Versuchsergebnisse

Die bei der gemeinsamen Haltung beobachtete Aggressivität der männlichen Versuchstiere gegenüber den Meerschweinchen deutet daraufhin, daß die Kaninchen durch die Aufzucht mit Meerschweinchen diese als Artgenossen betrachteten, was auf einer Fremdprägung beruhen würde. Der mangelnde Erfolg bei den Begattungsabsichten könnte zu der Assoziation geführt haben, daß es sich bei den Meerschweinchen um gleichgeschlechtliche Individuen handelt. Da es bei männlichen Tieren mit Eintritt der Geschlechtsreife üblich ist, einen gleichgeschlechtlichen Artgenossen als Kontrahenten zu betrachten, könnte es sein, daß die Bösartigkeit gegenüber den Meerschweinchen als Rivalenkämpfe anzusehen sind. Daß die Versuchstiere in den Testserien dann doch das Meerschweinchen besprungen haben, kann daran liegen, daß sie nie mit weiblichen Meerschweinchen zusammengekommen sind. Die Kaninchenböcke konnten deshalb nie eine Differenzierung zwischen den Geschlechtern treffen. Ein duldsames Meerschweinchen, wie es in den Tests angeboten wurde, kann dadurch durchaus Begattungsabsichten hervorrufen.

Durch das Ergebnis des Zahmheitstestes wird die Frage aufgeworfen, warum die handaufgezogenen Tiere wesentlich zahmer sind als die unter natürlichen Bedingungen aufgewachsenen Kaninchen. Die Tatsache, daß einige der Versuchstiere den Menschen sogar umwarben, wenn sie Gelegenheit dazu hatten, könnte ihre Erklärung darin finden, daß der enge Kontakt zu den Menschen bei der künstlichen Aufzucht bei diesen Tieren eine Prägung auf den Menschen induziert hat. Es wäre somit eine Doppelprägung, zum einen auf Meerschweinchen und zum anderen auf Menschen eingetreten. Dieser mögliche Fall einer Doppelprägung steht nicht allein: In der Literatur wird von SAUER (1971) ein Fall von Doppelprägung bei Straußen geschildert. Die jungen Strauße waren sowohl auf den Menschen als auch auf Artgenossen geprägt.

FABRICIUS (1959), HINDE et al. (1956), JAYNES (1957) und GUITON (1959) beschrieben ebenfalls, daß es möglich sein soll, junge Vögel auf mehr als ein Objekt gleichzeitig zu prägen.

Zwischen zwei Dingen ist im Rahmen dieser Arbeit zu unterscheiden, die beide Schwierigkeiten bereiten:

1. Prägung zu erzielen
2. Den Prägungseffekt nachzuweisen

Um überhaupt einen Prägungseffekt zu erreichen, wurden die Tiere in optischer Isolation von Artgenossen mit Meerschweinchen zusammen aufgezogen und blieben mit ihnen eine gewisse Zeitspanne beieinander. Auf eine olfaktorische und akustische Isolierung mußte allerdings verzichtet werden (dies war aber, wie sich in den Versuchen zeigte, nicht von erheblicher Bedeutung).

Verschiedene Methoden müssen erprobt werden, um einen Prägungseffekt nachzuweisen. Das Fehlen eines angemessenen Nachweisverfahrens könnte irrtümlicherweise zu dem Schluß führen, daß ein Prägungseffekt nicht eingetreten sei. Deshalb muß nach einer Methode gesucht werden, in der spätere erlernte und angeborene Dispositionen möglichst ausgeschaltet sind.

Sobald die männlichen Versuchskaninchen nur mit einem Meerschweinchen zusammen in den Versuch genommen wurden, zeigte sich, daß die meisten Versuchstiere sexuellen Kontakt zu den Meerschweinchen aufnahmen. Aus diesem Versuch geht hervor, daß zwar sexuelles Interesse an den Prägungsobjekten besteht, ob aber eine Prägung wirklich eingetreten ist, kann durch diese Versuchsanordnung nicht ausgesagt werden. Darüber kann erst ein Wahlversuch Aufschluß geben.

Zur Unterstützung der Aussage, daß ein Versuch mit nur einem Versuchsobjekt nicht widerspiegelt, ob Fremdprägung eingetreten ist, wurde ein Versuch mit einem artfremden, unbekannten Versuchsobjekt (Katze) gemacht.

Mit einer Katze hatten die Versuchstiere bis zu Beginn des Versuchs 2 noch nie Kontakt. Sie konnten also weder auf sie geprägt sein, noch konnten sie sich durch eine angeborene Disposition zu ihr hingezogen fühlen. Daß dieses Tier dennoch überwiegend als Sexualpartner akzeptiert wurde, spricht für eine sehr niedrige Reizschwelle für Sexualhandlungen bei den männlichen Versuchstieren. Grundsätzlich werden auch Tierarten akzeptiert, mit denen bisher kein Kontakt bestand, wenn keine Alternative angeboten wird. Ähnliches hat SCHEIN (1963) bewiesen. Er prägte Truthähne auf Menschen. Hatten die Puter nur Truthennen zur Verfügung, so balzten sie diese an. Bestand aber die Wahlmöglichkeit zwischen Mensch und Truthenne, so umwarben die menschengepägten Hähne ganz eindeutig den Menschen als sei er ihr Sexualpartner.

Auch Stockenten verpaarten sich vorübergehend mit einer anderen Spezies als

der Prägungsart, wenn sie keine Gelegenheit zu sozialem und sexuellem Kontakt mit der Prägungsspezies hatten (SCHUTZ 1971).

Die Kaninchen sollten nun in einem Wahlversuch mit einem weiblichen Kaninchen und einer Katze als VOe zeigen, ob arteigene Tiere gegenüber solchen vorgezogen werden, mit denen bisher nur flüchtiger Kontakt (während des vorherigen Versuches) bestand.

Im Vergleich mit einem brünstigen Kaninchen wurde die Katze in Bezug auf das Sexualverhalten deutlich benachteiligt. Das galt sowohl für die Tiere, die 90 Tage isoliert von Artgenossen gelebt hatten, wie auch für die Tiere, die 120 Tage keine Kaninchen sehen konnten. Diese Präferenz für den Artgenossen muß auf einem angeborenen Mechanismus zur Erkennung der eigenen Art beruhen. Außerdem können schon geringe Abwehrbewegungen der Katze zu einer negativen Valenz geführt haben, so daß sich die Versuchstiere bevorzugt der brünstigen Artgenossin zuwandten.

SCHUTZ (1971) beschreibt das Verhalten von Stockerpereln, die auf eine fremde Art geprägt waren (u.a. auf Gänse). Fanden diese geprägten Erpel zur Paarungszeit keinen Partner der Prägungsart, so suchten sie sich unter vielen anderen möglichen Arten, die in dem Versuchsbiotop lebten, Enten der eigenen Art aus und verpaarten sich mit ihnen. Auch dieses Beispiel zeigt, daß nicht nur Prägung allein für das Erkennen der eigenen Art zuständig ist.

In dem Wahlversuch zwischen Prägungsobjekt (Meerschweinchen) und Artgenosse (weibliches Kaninchen) zeigte sich ein völlig unerwarteter Ausgang. Die Versuchstiere, die bis zu 120 Tagen isoliert waren, bevorzugten mit den Aufsprüngen eindeutig das Kaninchen gegenüber dem Meerschweinchen. Das gleiche galt auch für die Tiere, die nur 90 Tage isoliert von Artgenossen lebten.

Dies spricht gegen eine Fremdprägung. Allerdings haben die Versuchstiere zweifelsohne Interesse an den Meerschweinchen, denn in ca. 70% aller Fälle wurde Kontakt zu ihnen aufgenommen. Die restlichen 30%, in denen kein erkennbarer Kontakt zu den Prägungsobjekten hergestellt wurde, resultierten daraus, daß die Kaninchenböcke oft wenige Sekunden nach dem Einsetzen in den Käfig sofort auf das weibliche Kaninchen aufsprangen, und der Versuch nach dieser Initialentscheidung als beendet betrachtet wurde. Die Versuchstiere hatten also keine Möglichkeit, sich hinterher dem Meerschweinchen zuzuwenden.

Die geringe Bereitschaft der Versuchstiere, auf die Meerschweinchen aufzuspringen, ist darin zu suchen, daß die weiblichen Kaninchen einen optimaleren Anreiz bieten. Dieser liegt in ihrer passenden Größe und Gestalt und in dem zur Begattung auffordernden Verhalten, was durch Versuch Nr. 7 belegt

wird. Die meisten Versuchstiere besprangen die größere Attrappe, die wesentlich bequemer zu umklammern war. Die kleine Attrappe wurde zwar hin und wieder beschnuppert, aber nicht als Sexualobjekt anerkannt.

Das abweisende Wesen der Meerschweinchen beeinträchtigte die Ergebnisse sicher insofern, als durch die ständige Abwehr die VTe nicht dazu ermutigt wurden, auf die Meerschweinchen aufzuspringen. Für eine Gleichschaltung der angebotenen Reizqualitäten mußte daher gesorgt werden. Deswegen wurden Attrappen gebaut, die sich nur in bestimmter Hinsicht unterschieden.

Aus den Ergebnissen dieses Attrappenversuches geht hervor, daß die Tiere, die 120 Tage isoliert von Artgenossen gelebt hatten, weitaus häufiger auf die Meerschweinchen-Attrappe reagierten als auf die Kaninchen-Attrappe. Die Versuchstiere, die nur 90 Tage isoliert gewesen waren, zeigten dagegen größeres Interesse an der Kaninchen-Attrappe als an der Meerschweinchen-Attrappe.

Durch diesen Versuch, in dem gleiche Voraussetzungen geschaffen wurden, zeigte sich erstmals ein Effekt, der nur mit dem Vorhandensein einer Fremdprägung erklärt werden kann. Die männlichen Kaninchen, die 120 Tage isoliert waren (Gruppe A), müssen als sexuell auf Meerschweinchen geprägt betrachtet werden. Die Versuchstiere dagegen, die nur 90 Tage isoliert waren (Gruppe B), zeigten kein Anzeichen von Prägung auf Meerschweinchen. Da beide Versuchsgruppen im gleichen Alter, vor dem Augenöffnen, von Artgenossen isoliert worden waren, kann der unterschiedliche Prägungseffekt nur auf der verschiedenen Länge der optischen Isolierung beruhen. Diese Tatsache läßt den Schluß auf das Bestehen einer Sensiblen Periode für die Prägung der Kaninchen zu.

Mit diesem Versuch läßt sich nicht entscheiden, welche Lebensabschnitte die Sensible Periode umfaßt. Mit 120 Tagen war die sensible Phase offenbar weitgehend zu Ende, da sich die meisten Tiere der Gruppe A danach als geprägt erwiesen. Es ist anzunehmen, daß die Sensible Periode für sexuelle Prägung noch nicht verstrichen war, als die Tiere der Gruppe B mit 90 Tagen Gelegenheit zum Kontakt mit Artgenossen erhielten. Wo der Anfang der Sensiblen Periode zu suchen ist, ob vor der Zeit des Kontaktes mit Artgenossen, also vor 90 Tagen, oder erst danach, ist nicht zu entscheiden. Damit kann auch über die Dauer der Sensiblen Periode nichts ausgesagt werden.

Durch das Ergebnis des Versuches mit Naturfellattrappen wurde der Hinweis gewonnen, daß der Geruch ein entscheidender Faktor für die Prägung sein muß. In Versuch 6 wurden deshalb Attrappen verwendet, die sich ausschließlich durch ihren Geruch unterschieden. Wiederum bevorzugte die Gruppe A (Dauer der Iso-

lierung 120 Tage) eindeutig die Meerschweinchen-Attrappe. Die Kaninchenböcke, die nur 90 Tage isoliert waren (Gruppe B), reagierten weitaus häufiger auf die Kaninchen-Attrappe.

Durch diesen Versuch wurde noch einmal die Richtigkeit der Annahme bestätigt, daß eine Fremdprägung bei den Kaninchen der Gruppe A eingetreten war.

Für beide Gruppen ist gezeigt, daß der Geruch eine wirkungsvolle Reizqualität für das Zustandekommen der Prägung ist. Die Tatsache, daß die Versuchstiere zwar optisch, aber nie olfaktorisch von Artgenossen isoliert waren, läßt sich mit diesem Ergebnis nicht ohne weiteres vereinbaren. Es ist jedoch denkbar, daß die mit den Versuchstieren gehaltenen Meerschweinchen sich geruchlich stärker bemerkbar machten als die aus den Nachbarkäfigen dringenden Düfte der Artgenossen. Prägungsbedingungen haben also nur eine relative und keine absolute Wirkung. Auch der Prägungserfolg bei Gruppe A war nicht absolut; er betrug nie 100%. Einzelne Tiere reagierten hin und wieder auch auf die Kaninchenattrappe. Es ist denkbar, daß eine völlige olfaktorische Isolierung auch zu einem stärkeren Prägungseffekt geführt hätte. Es ist weiterhin möglich, daß die Sensible Periode zu Beginn der experimentellen Untersuchungen nicht bei allen VTen abgeschlossen war, und eine längere Isolierung zu einem größeren Prägungserfolg geführt hätte. Wie schon SCHUTZ (1971) ausführt, muß mit individuellen Eigenarten gerechnet werden. So zeigt VT Nr. 2 in den Versuchen 5 und 6 (vgl. Abbildungen 1 und 2) eine auffällige Veränderung seiner Sexualpräferenz, die nicht ohne weiteres erklärt werden kann.

Die VTen Nr. 1, 6 und 7 weichen in ihren Entscheidungen von der Tendenz ihrer Gruppe ab, zeigen aber zwischen Versuch 5 und 6 keine dramatischen Veränderungen.

In Gruppe B fällt VT Nr. 14 dadurch auf, daß es als einziges nicht eindeutig Kaninchen bevorzugt.

In Versuch 4 (vgl. Tabelle 6b) ist bei VT Nr. 20 bemerkenswert, daß es kaum an Kaninchen und nur etwas an Meerschweinchen interessiert war. Umso größer war seine Vorliebe für den Experimentator, so daß eine Prägung auf den Menschen in Erwägung gezogen werden muß.

Die Überprüfung des Prägungseffektes bei den weiblichen Tieren erwies sich als äußerst schwierig. Da sich alle weiblichen Tiere von einem Rammler bespringen ließen, kann man nicht erkennen, ob eine Fremdprägung auch bei ihnen stattgefunden hat. Eine solche kann aber auch nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, denn es ist denkbar, daß die weiblichen Tiere einfach unspezifischer auf den Sexualpartner reagieren als die männlichen Tiere.

Auch die Beobachtung, daß die Kaninchenweibchen während der Brunst die Meerschweinchen besprangen, deutet darauf hin, daß ein Prägungseffekt nicht auszuschließen ist. Um genauere Angaben über Prägung bei weiblichen Kaninchen machen zu können, wären weitere Versuche notwendig.

3.4.2. Lernen - Prägung

Folgende Tagsachen sprechen dafür, daß die beobachteten Phänomene (bei Versuchsgruppe A) auf Prägung beruhen:

1. Der einzige Unterschied in der Haltung zwischen Gruppe A und B war die kürzere Dauer der Isolierung von Artgenossen bei Gruppe B. Die Tatsache, daß die beiden Gruppen erheblich unterschiedlich reagierten spricht dafür, daß a) eine Sensible Periode für sexuelle Prägung bei Kaninchen besteht und b) ihr Ende vor dem 120. Lebenstag zu suchen ist.

Der Umstand, daß die Tiere der Gruppe A nach ihrer von Artgenossen isolierten Aufzucht im Laufe der Versuchsserien ca. zwei Monate Gelegenheit hatten, Artgenossen kennenzulernen und sich danach trotzdem für die Meerschweinchen-Attrappen entschieden, spricht dagegen, daß es sich bei der Präferenz für Meerschweinchen um angelerntes Verhalten handelt.

2. Eine Überprüfung der Irreversibilität der festgestellten Prägungserscheinungen über längere Zeiträume konnte im Rahmen dieser Dissertation nicht durchgeführt werden. Fest steht, daß die Prägung noch ca. 15 Wochen nach Beendigung der Prägungsbedingungen stabil war (Beginn der Versuche und Ende der Prägungszeit 15.11.1972; Ende der Versuche 1.3.1973).

3. Weiterhin konnte gezeigt werden, daß überindividuelle, artspezifische Merkmale anerkannt wurden. Denn die in den Wahlversuchen 5 und 6 verwendeten Attrappen waren mit dem Duft solcher Meerschweinchen imprägniert, die den Versuchstieren fremd waren.

4. Gegen Lernen und für Prägung als Ursache des von Gruppe A gezeigten Verhaltens spricht die Tatsache, daß die Kaninchen mit ihren Begattungsversuchen bei den Meerschweinchen nie Erfolg hatten und dennoch ihre Versuche unbeirrt fortsetzten. Bei Lernvorgängen wäre eine Abkonditionierung zu erwarten gewesen. In diesem Zusammenhang sind Beobachtungen von SCHUTZ (1966) interessant, wonach die homosexuelle Prägung bei Stockerpeln trotz dauernder sexueller Erfolgslosigkeit über Jahre hinaus bestehen bleibt.

4. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit Prägung bei warmblütigen Wirbeltieren, speziell bei nesthockenden Säugetieren. Im Literaturteil werden bisher veröffentlichte Konzepte, Versuchsergebnisse und Beobachtungen über Prägung beschrieben und diskutiert.

Im experimentellen Teil der Arbeit wurden Kaninchen als Beispiel eines nesthockenden Säugers Prägungsversuchen unterzogen. Die Versuchstiere wurden vor dem Augenöffnen von ihren Müttern entfernt und einzeln mit jeweils einem männlichen Meerschweinchen zusammen in optischer Isolierung von Artgenossen gehalten und künstlich aufgezogen.

Die männlichen Versuchstiere wurden in zwei Gruppen eingeteilt, von denen eine (B) 90 Tage isoliert blieb und dann 30 Tage Gelegenheit zu Kontakt mit Artgenossen hatte. Die andere Gruppe (A) blieb 120 Tage isoliert.

In darauffolgenden Wahlversuchen stellte sich heraus, daß die männlichen Versuchstiere meistens Artgenossen als Sexualpartner gegenüber Meerschweinchen vorzogen. Erst in Wahlversuchen mit duftmarkierten Attrappen zeigte sich bei der einen Gruppe (die 120 Tage isoliert blieb) eine deutliche Bevorzugung der Meerschweinchen-Attrappe gegenüber der Kaninchen-Attrappe. Die Gruppe, die nur 90 Tage isoliert war, bevorzugte auch in Attrappenversuchen die Artgenossen.

Aus den Ergebnissen wird gefolgert, daß bei Gruppe A (120 Tage Isolierung) ein Fremdprägungseffekt eingetreten ist, dessen Manifestation allerdings durch äußere Umstände (Größe, Geruch und Verhalten der zur Auswahl angebotenen Sexualobjekte) modifiziert wird.

Es wird weiterhin gefolgert, daß bei Kaninchen eine sensible Periode für die sexuelle Prägung besteht. Über deren Anfang und Dauer konnte aufgrund der Versuchsanordnungen dieser Arbeit keine definitiven Aussagen gemacht werden.

Die weiblichen Tiere ließen sich in den Versuchen von normal aufgezogenen Rammlern decken. Da sie allgemein unspezifischer auf den Sexualpartner reagieren, konnten auch keine Aussagen darüber gemacht werden, ob die weiblichen Kaninchen auf Meerschweinchen geprägt waren.

Summary

This dissertation deals with imprinting in warm-blooded vertebrates, specifically in altricial mammals. In a study of literature published so far, the concepts, results and observations are described and discussed.

Rabbits (an example of altricial mammals) were subjected to imprinting experiments. The test animals, both male and female, were taken away from their mothers before they opened their eyes, and each one was reared together with one male guinea pig in visual isolation from other members of their species.

The male test animals were divided into two groups, one of which (A) stayed isolated for 120 days. The other group (B) stayed isolated for 90 days, then were put in contact with other male rabbits for a period of 30 days.

In subsequent dual-choice experiments, male test animals of both groups preferred female rabbits to male guinea pigs as sexual partners.

Different results were obtained in dual-choice experiments with dummies impregnated with odors of guinea pigs and rabbits. Group A showed a marked sexual preference for the guinea pig dummy, whereas group B again preferred their own species.

It is concluded from these results that the test animals of group A had been imprinted onto guinea pigs. The manifestation of the imprinting effect is modified, however, by external circumstances (size, odor, and behavior of the offered sexual objects).

It is also concluded that rabbits have a sensitive period for sexual imprinting. The experimental design used in the tests gives no conclusive data on the beginning and duration of this sensitive period.

The female test animals allowed mounting and copulation by normal males. Since females generally exhibit more unspecific reactions to sexual partners, it could not be determined whether or not the female test animals were imprinted onto guinea pigs.

5. Literaturverzeichnis

Baer, D.M. und P.W. Gray (1960)

Imprinting to a different species without overt following
Percept. Mot. Skills 10, 171 - 174

Bateson, P.P.G. (1964)

Changes in chicks' responses to novel moving objects over the
sensitive period for imprinting
Anim. Behav. 12, 479 - 489

Beauchamp, G.K. und E.H. Hess (1971)

The effect of cross-species rearing on the social and sexual
preferences of guinea pigs
Z. Tierpsychol. 28, 69 - 76

Campbell, B.A. und J.R. Pickleman (1961)

The imprinting object as a reinforcing stimulus
J. comp. physiol. Psychol. 54, 592 - 596

Carr, H.A. (Ed) (1919)

Orthogenetic evolution of pigeons
Vol III
Carnegie Institution, Washington

Craig, W. (1914)

Male doves reared in isolation
J. Anim. Behav. 4, 121 - 133

Dehner, O. (1930)

Beitrag zur Frage der psychogenen Störungen im Geschlechts-
leben der Tiere
Berl. tierärztl. Wschr. 46, 341 - 346

Fabricius, E. (1951)

Zur Ethologie junger Anatiden
Acta Zool. Fenn. 68, 1 - 175

Fabricius, E. (1964)

Critical periods in the development of the following response
in young nidifugous birds

Z. Tierpsychol. 21, 326 - 337

Freedmann, D.G., J.A. King und O. Elliot (1960)

Critical period in the social development of dogs

Science 133, 1016 - 1017

Frisch, O. von (1957)

Mit einem Purpurreiher verheiratet

Z. Tierpsychol. 14, 233 - 237

Gaston, M.G., R. Stout und R. Tom (1969)

Imprinting in guinea pigs

Psychon. Sci. 16, 53 - 54

Gottlieb, G. und P.H. Klopfer (1962)

The relation of developmental age to auditory and visual
imprinting

J. comp. physiol. Psychol. 55, 821 - 826

Grzimek, B. (1949)

Ein Fohlen, das kein Pferd kannte

Z. Tierpsychol. 6, 391 - 405

Guiton, P. (1959)

Socialisation and imprinting in brown Leghorn chicks

Anim. Behav. 7, 26 - 34

Hediger, H. (1939)

Tierpsychologie und Haustierforschung

Z. Tierpsychol. 2, 29 - 46

Heinroth, Katharina (1970)

Über Handaufzuchten

Zool. Garten 39, 109 - 115

Heinroth, O. (1910)

Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden.

Verh. 5. Int. Ornith. Kongr. Berlin 1910, 589 - 702

Hess, E.H. (1959a)

The relationship between imprinting and motivation
in: Jones, M.R. (Ed.) Nebraska Symposium on Motivation
University of Nebraska Press; Lincoln, Neb. USA

Hess, E.H. (1959b)

Two conditions limiting critical age for imprinting
J. comp. physiol. Psychol. 52, 515 - 518

Hess, E.H. (1959c)

Imprinting
Science 130, 133 - 141

Hess, E.H. (1964)

Imprinting in birds
Science 146, 1128 - 1139

Hinde, R.A., W.H. Thorpe und M.A. Vince (1956)

The following response of young coots and moorhens
Behaviour 11, 214 - 242

Holterbach, H. (1905)

Koitus zwischen Stier und Stute
Berl. tierärztl. Wschr. 12, 217

Immelmann, K. (1965)

Prägeerscheinungen in der Gesangsentwicklung junger
Zebrafinken
Naturwissenschaften 52, 169

Immelmann, K. (1966)

Zur Irreversibilität der Prägung
Naturwissenschaften 53, 209 - 210

Immelmann, K. (1969)

Über den Einfluß frühkindlicher Erfahrungen auf die geschlecht-
liche Objektfixierung bei Estrildiden
Z. Tierpsychol. 26, 677 - 691

Immelmann, K. (1970)

Lernen durch Prägung

Naturwissenschaft und Medizin 7, 15 - 29

Immelmann, K. (1971)

Ontogenetische Entwicklung sozialer Beziehungen bei

Mensch und Tier

Naturwissenschaftliche Rundschau 24, 325 - 334

Immelmann, K. (1972)

The influence of early experience upon the development of
social behavior in estrildine finches

Proc. of the XVth international ornithological congress

Jaynes, J. (1957)

Imprinting: the interaction of learned and innate behavior

II. The critical period

J. comp. physiol. Psychol. 50, 6 - 10

Junack, M. (1931)

Zu den sexuellen Perversionen bei Säugetieren und Vögeln

Berl. tierärztl. Wschr. 47, 561 - 562

Leyhausen, P. (1973)

Verhaltensstudien an Katzen

Paul Parey Verlag; Berlin und Hamburg

Lorenz, K. (1935)

Der Kumpan in der Umwelt des Vogels

in: Über tierisches und menschliches Verhalten

R. Piper & Co Verlag; München (1965)

Lorenz, K. (1961)

Phylogenetische Anpassung und adaptive Motivation des Verhaltens

Z. Tierpsychol. 18, 139 - 187

Loring, H. und M.W. Fox (1971)

Canine behavior

Modern veterinary practice Vol. 52, Nr. 8; 31 - 35

- Marr, J.N. und L.E. Gardner jun. (1965)
Early olfactory experience and later social behavior in the rat:
preference, sexual responsiveness, and care of the young
J. genet. Psychol. 107, 167 - 174
- Meyer, P. (1972)
Damhirsch (*Cervus dama dama* L.) auf Rinderherde "geprägt"
Dtsch. tierärztl. Wschr. 79, 606
- Moltz, H., L. Rosenblum und L.J. Stettner (1960)
Some parameters of imprinting effectiveness
J. comp. physiol. Psychol. 53, 297 - 301
- Müller-Schwarze, D. und Christine Müller-Schwarze (1971)
Olfactory imprinting in a precocial mammal
Nature 229, 55 - 56
- Nicolai, J. (1956)
Zur Biologie und Ethologie des Gimpels
Z. Tierpsychol. 13, 93 - 132
- Räber, H. (1948)
Analyse des Balzverhaltens eines domestizierten Truthahns
Behaviour 1, 237 - 266
- Ramin von (1934)
Eigenarten von Hengsten
Z. f. Gestüttskunde 29, 19 - 22
- Salzen, E.A. (1962)
Imprinting and fear
Symp. Zool. Soc. 8, 199 - 217
- Salzen, E.A. (1967)
Imprinting in birds and primates
Behaviour 28, 232 - 254

Salzen, E.A. (1968)

The application of imprinting

Scie. and Psychoanal. 12, 184 - 189

Salzen, E.A. und C.C. Meyer (1968)

Reversibility of imprinting

J. comp. physiol. Psychol. 66, 269 - 275

Salzen, E.A. (1970)

Imprinting and environmental learning

in: Aronson, L.R., E. Tobach, D.S. Lehrman und J.S. Rosenblatt

Development and evolution of behavior

Freeman and Cie.; San Francisco, Calif. USA

Sambras, H.H. (1973)

Das Sexualverhalten der domestizierten einheimischen Wiederkäuer

Fortschritte der Verhaltensforschung; Beiheft 12 zur Z. Tierpsychol.

Sauer, F. (1971)

Zur Biologie der wilden Strauße Südwestafrikas

Zeitschrift des Kölner Zoos 14, 54 - 59

Schaefer, H.H. und E. H. Hess (1959)

Color preferences in imprinting objects

Z. Tierpsychol. 16, 161 - 172

Schein, W.M. (1963)

On the irreversibility of imprinting

Z. Tierpsychol. 20, 462 - 467

Schutz, F. (1963)

Objektfixierung geschlechtlicher Reaktionen bei Anatiden und

Hühnern

Naturwissenschaften 50, 624 - 625

Schutz, F. (1964)

Vom angeborenen und geprägten Verhalten

Beiheft zum gleichnamigen Film

Heering-Verlag; Seebruck am Chiemsee

Schutz, F. (1965)

Sexuelle Prägung bei Anatiden

Z. Tierpsychol. 22, 50 - 103

Schutz, F. (1966)

Homosexualität bei Tieren

Studium Generale 5, 273 - 285

Schutz, F. (1971)

Prägung des Sexualverhaltens von Enten und Gänsen durch Sozial-
eindrücke während der Jugendphase

J. of Neuro-Visceral Relations 10, 339 - 357

Scott, J.P. (1962)

Critical periods in behavioral development

Science 138, 949 - 958

ShIPLEY, W.U. (1963)

The demonstration in the domestic guinea pig of a process
resembling classical imprinting

Anim. Behav. 11, 470 - 474

Sluckin, W. (1964)

Imprinting and early learning

Methuen and Co Ltd.; London

Sluckin, W. (1968)

Imprinting in guinea pigs

Nature 220, 1148

Thielke, H. (1966)

Zum Verhalten eines menschengepprägten Blauflügelsonnenvogels

Vogelwelt 87, 117

Thompson, W.R. und R.A. Dubanoski (1964)

Imprinting and the "law of effort"

Anim. Behav. 12, 213 - 218

Toepfer, Irmgard (1971)

Künstliche Aufzucht von Rehkitzen (*Capreolus capreolus* L.)

Zool. Garten 41, 26 - 44

Walther, F. (1966)

Mit Horn und Huf

Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg

Weidmann, U. (1958)

Verhaltensstudien an der Stockente: II. Versuche zur Auslösung und
Prägung der Nachfolge und Anschlußreaktion

Z. Tierpsychol. 15, 277 - 300

Weiss, G. (1952)

Beobachtungen an zwei isoliert aufgezogenen Hauskatzen

Z. Tierpsychol. 9, 451 - 462

Wieland (1910)

Ein Fall von libido homosexualis bei einer Hündin

Berl. tierärztl. Wschr. 26, 828 - 829

Für die Überlassung des Themas sowie für die freundliche und großzügige Unterstützung meiner Arbeit möchte ich Herrn Dr. H.H. Sambraus danken.

Herrn Prof. Dr. W. Leidl danke ich für die freundliche Bereitstellung des Untersuchungsmaterials.

Für die Gewährung eines Promotionsstipendiums bin ich der Zentralen Kommission für die Förderung des wissenschaftlichen Nachwuchses zu großem Dank verpflichtet.

Lebenslauf

Am 10. Januar 1947 wurde ich, Gisela Müller, als Tochter des Oberförsters Heinz Müller und seiner Frau Charlotte, geb. Hartig, in Meuselko geboren.

Nach Besuch der Grundschule in Hösel und Hambach trat ich 1957 in das Mädchengymnasium Neustadt/Weinstraße ein, wechselte später in das Nordpfalzgymnasium in Kirchheimbolanden über, an dem ich 1966 die Reifeprüfung bestand.

Im November 1966 begann ich an der Universität Giessen das Studium der Tiermedizin und setzte es ab Sommersemester 1969 an der Universität München fort. Im Wintersemester 1971/72 bestand ich hier die Tierärztliche Prüfung.

